



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Análisis espacio-temporal de los patrones de infestación  
por vectores de la Enfermedad de Chagas en viviendas  
rurales del Chaco argentino:  
domesticación y heterogeneidad

Tesis presentada para optar al Título de Doctor  
de la Universidad de Buenos Aires  
en el área Ciencias Biológicas

Lic. Lucía Inés Rodríguez Planes

Director: Dr. Ricardo E. Gürtler

Consejero de estudios: Dr. Javier Lopez de Casenave

Lugar de trabajo: Laboratorio de Eco-Epidemiología

Buenos Aires, 2018

# Análisis espacio-temporal de los patrones de los patrones de infestación por vectores de la Enfermedad de Chagas en viviendas rurales del Chaco argentino: domesticación y heterogeneidad

---

## Resumen

Comprender y predecir la ubicación y abundancia de los organismos en el espacio y el tiempo cobra especial relevancia cuando son vectores de patógenos que causan enfermedades infecciosas. La dinámica de la transmisión requiere la coincidencia espacio-temporal de los agentes patógenos, sus hospedadores y los organismos vectores. La enfermedad de Chagas, una de las enfermedades infecciosas desatendidas más relevantes de América Latina, es causada por el parásito *Trypanosoma cruzi*, que se transmite entre hospedadores mamíferos y al hombre a través de insectos hematófagos infectados de la subfamilia Triatominae. En las viviendas rurales de la ecorregión chaqueña habitan en simpatria triatomíneos domésticos (*T. infestans*) y silvestres (*T. sordida*, *T. garciabesi*, *T. guasayana*) transmisores de *T. cruzi*. Los triatomíneos silvestres son considerados secundarios epidemiológicamente, pero podrían domiciliarse en un contexto de control y reducción de *T. infestans*, cambios en el uso de la tierra, y un limitado efecto de las acciones de control. Esta tesis estudió los patrones de infestación de especies simpátricas de triatomíneos domésticos y silvestres en dos áreas rurales bien definidas del Chaco argentino durante períodos prolongados: 61 viviendas monitoreadas durante 10 años en el Chaco seco, y 321 viviendas durante 8 años en el Chaco húmedo. Mediante modelos lineales de ecuaciones estimadas generalizadas (GEE), se reveló que los rociados con insecticidas de poder residual dirigidos a *T. infestans* redujeron las poblaciones de *T. garciabesi* y de *T. sordida*, pero no las suprimieron de las viviendas. La ocupación de ambas especies se asoció a ecotopos usados por gallinas, y también a ecotopos con otros mamíferos y aves. Las habitaciones de las personas no fueron colonizadas por los triatomíneos secundarios, a pesar de la drástica reducción de *T. infestans*. El patrón de infestación de *T. sordida* bajo la teoría de metapoblaciones y un modelo de función incidencia, mostró que la ocupación no está en equilibrio de extinción/colonización de sus poblaciones locales, y que otros factores limitarían la colonización por *T. sordida*. La ocupación simultánea de un sitio o vivienda por *T. infestans* y triatomíneos secundarios fue más frecuente que lo esperado por azar, señalando que los sitios capaces de sostener una población de triatomíneos secundarios también serían adecuados para *T. infestans*. Mediante análisis de imágenes satelitales, la vegetación que rodea a las viviendas en el chaco húmedo explicó la infestación inicial por *T. sordida* pero no por *T. infestans*. Sin embargo, la eliminación del bosque nativo se asoció con una mayor frecuencia de reinfestación por ambas especies. Los triatomíneos secundarios estudiados no representarían una amenaza a la salud pública del área. En cambio, su patrón espacial de infestación podría utilizarse como señal de riesgo de infestación por *T. infestans*, colaborando con la sostenibilidad de la vigilancia y el control del principal vector en el Chaco argentino.

## Palabras clave

ecología, insecticidas piretroides, estadística espacial, imágenes satelitales, series de tiempo

# Spatio-temporal analysis of infestation patterns by vectors of Chagas disease in rural communities of the Argentine Chaco: domesticity and heterogeneity

---

## Abstract

Understanding and predicting the location and abundance of organisms in space and time becomes especially relevant when they are vectors of pathogens that cause human infectious diseases. Transmission requires spatial and temporal coincidence of the pathogens, their hosts and vectors. Chagas disease, one of the most important neglected infectious disease of Latin America, is caused by the parasite *Trypanosoma cruzi*, transmitted between mammalian hosts and humans through infected hematophagous insects of the Triatominae subfamily. In rural houses from the Chaco ecoregion, domestic (*T. infestans*) and peridomestic or sylvatic triatomines (*T. sordida*, *T. garciabesi*, *T. guasayana*) live in sympatry, and are able to transmit *T. cruzi*. Sylvatic triatomines are currently considered epidemiologically secondary. Nonetheless, they could become domesticated in a context of increasing control of *Triatoma infestans*, regional land use change, and the limited effectiveness of control actions. This thesis investigated the house infestation patterns of sympatric domestic and sylvatic species of triatomines in two well-defined rural areas over long periods: 61 households in the Dry Chaco monitored periodically over 10 yr, and 321 households in the Humid Chaco monitored over 8 yrs. Lineal models based on generalized estimating equations (GEE) revealed that residual insecticide sprays directed against *T. infestans* reduced the relative abundance of *T. garciabesi* and *T. sordida* populations, but suppressed none of them. Both secondary species mainly occupied ecotopes used by chickens, but also ecotopes used by domestic mammals and birds. Despite the reduction of *T. infestans* populations, human sleeping quarters failed to be colonized by secondary triatomines. Metapopulation theory and an Incidence Function model for *T. sordida* occupancy patterns suggested a non-equilibrium state of extinction/colonization, and other factors limiting its colonizing ability. The simultaneous occupation by *T. infestans* and each secondary species was more frequent than expected by chance both at site and house levels, signaling habitats that were able to support both secondary triatomine populations and *T. infestans*. Using satellite imagery, the vegetation near the houses explained the initial pattern of house infestation by *T. sordida* but not by *T. infestans*, and the loss of native forest was associated with a higher frequency of house reinfestation for both species. The secondary triatomine species herein investigated would not pose a threat to public health at the study area. Instead, its spatial infestation patterns could be used as a signal of potential infestation risk by *T. infestans*, contributing to sustainable vector surveillance and control in the Argentine Chaco.

## Key words

ecology, pirethroid insecticides, spatial statistics, satellite imagery, time series

## Agradecimientos

---

Este trabajo existe gracias a un entramado colectivo de naturalezas múltiples. Valorarlas aquí es mi responsabilidad y honor, el orden seguido representa un recorrido posible.

Quiero agradecer la apuesta, ojalá la confianza, de las instituciones que representan al gran pueblo argentino y tienen la responsabilidad de decidir en favor del bien común: CONICET, ANPCyT, UBA. A la educación pública de donde egreso luego de 28 años de orgulloso transitar por sus glorias y tristezas.

A los Robin Hood del conocimiento: desarrolladores de los paquetes gratuitos y de excelencia en R; en QGis, Alexandra Elbakyan y sus herramientas de acceso a la información científica; todas las mentoras, con A, en el mundo de la programación. A los que son inspiración y admiración: Darwin, Humboldt, Margulies, Hanski.

A mi director Ricardo Gürtler, a su salto de fe al incorporarme a su grupo de investigación, a su guía en este camino; a mi consejero de estudios, Javier Lopez de Casenave; a los docentes magníficos que tuve en mi casa de estudios, que brindaron lo mejor de sí mismos en el aula y en el campo; a los jurados que accedieron evaluar este trabajo en un acto de profunda buena voluntad y convicción con su tarea académica y social.

A los habitantes de Pampa del Indio, que gentilmente me abrieron las puertas de sus casas para buscar vinchucas, mirar árboles y agarrar monos. A los amigos chaqueños que me hicieron sentir parte de sus familias. A Pau. A los técnicos de los programas de Chagas, Remi, Nica.

A mis compañeros y amigos del laboratorio de Eco-epidemiología, con quienes quise compartir el pan cada día de los últimos 5 años. Agradezco infinitamente que la elección fuera mutua. A los caza-monos, el mejor equipo, lejos. A Pili, que me enseñó *tan* bien que pude hacerlo yo también.

Al plantel docente cuasi permanente de Eco de Poblaciones con sede en el Palmar: Ricardo, Toti, Ceci, y Aris. A su compromiso y amor por el trabajo y las personas.

A la familia hecha de amigos, incluso no biólogos: Gabi, Ema, Sol, Sofi. A las partes de la familia que llevan otro apellido: Poggio, Vivas, Balza.

Mi alma agradece al universo la existencia de quienes llenan mi vida y mi tiempo, y que apuntalaron cada paso de este camino de permanentes desafíos: mi gran familia. Mis padres, mis hermanas, cuñados, mis abuelos. Todos y cada uno de mis maravillosos sobrinos.

A Uli, mi compañero, en cada uno de los aspectos de la palabra.

Espero haber estado a la altura de la responsabilidad que tuve. Espero haberlo tomado con la seriedad y el compromiso suficientes para honrar el esfuerzo que cada argentino de punta a punta del país aportó para que esto fuera posible, la mayoría sin saberlo. Espero poder contribuir a comprender un poco mejor los sistemas ecológicos que habitamos y de los que somos parte. Este trabajo es en sí mismo un pequeño punto en una trama que nos trasciende en el tiempo. Mi mayor deseo es que los aprendizajes alcanzados sean orientadores y sobre todo propulsores insistentes e implacables de la toma de mejores decisiones en cuestiones de salud pública.

Los resultados de esta tesis se vinculan con proyectos de largo plazo que han recibido el apoyo parcial de las siguientes instituciones:

- Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo (IDRC, Canadá)
- Tropical Disease Research (UNICEF/PNUD/WB/WHO A70596)
- Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica: PICT 2004, PICT 2011-2072 y PICTO-Glaxo 2011-0062
- Fundación Bunge & Born
- Universidad de Buenos Aires 20020100100944

#### Publicaciones vinculadas a esta tesis

- LI Rodríguez-Planes, GM Vazquez-Prokopec, MC Cecere, DM Canale & RE Gürtler (2016) Selective insecticide applications directed against *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) affected a nontarget secondary vector of Chagas Disease, *Triatoma garciabesi*. *Journal of Medical Entomology* 53(1):144-151.
- LI Rodríguez-Planes, MS Gaspe, GF Enriquez & RE Gürtler (2017) Habitat-specific occupancy and a metapopulation model of *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae), a secondary vector of Chagas disease, in northeastern Argentina. *Journal of Medical Entomology*, en prensa.
- JE Cohen, LI Rodríguez-Planes, MS Gaspe, MC Cecere, MV Cardinal & RE Gürtler (2017) Chagas disease vector control and Taylor's Law. *PLOS Neglected Tropical Diseases* 11(11): e0006092.
- MC Cecere, LI Rodríguez-Planes, U Kitron, G Vazquez-Prokopec & RE Gürtler. Impact of a community-based surveillance and control strategy on house reinfestation by *Triatoma infestans* in northwestern Argentina. En finalización.

## Contenidos

---

<b>1. Introducción general</b>	1
1.1 Ecología de vectores y epidemiología del paisaje	1
1.2 La enfermedad de Chagas como caso de estudio	2
1.3 Abordaje espacio-temporal de los procesos involucrados en la invasión y domesticación de los triatomíneos silvestres	4
1.4 Control vectorial	5
1.5 Eco-epidemiología de la enfermedad de Chagas en el Gran Chaco	7
1.6 Objetivo e hipótesis generales	8
<b>2. Metodología general</b>	11
2.1 Área de estudio e historia	11
2.1.1 Amamá, Santiago del Estero	12
2.1.2 Pampa del indio, Chaco	14
2.2 Diseño del estudio y toma de datos	17
2.2.1 Relevamiento entomológico e intervenciones con insecticida	17
2.2.2 Relevamiento de información de viviendas	18
2.3 Análisis general	19
2.3.1 Modelos lineales espaciales	20
2.3.2 Modelos lineales temporales	21
2.3.2 Otros análisis espaciales	22
<b>3. Análisis espacio-temporal de la ocupación y abundancia de <i>Triatoma garciabesi</i> en el Chaco seco</b>	23
3.1 Introducción	24
3.1.1 Objetivos e hipótesis	25
3.2 Materiales y métodos	26
3.2.1 Área y diseño del estudio	26
3.2.2 Relevamiento de datos entomológicos y de vivienda	26
3.2.3 Análisis de datos	27
3.3 Resultados	28
3.3.1 Distribución de <i>T. garciabesi</i> por ecotopos	28
3.3.2. Variaciones temporales en factores que afectan la abundancia de triatomíneos	32
3.3.3. Efectos de disponibilidad de animales hospedadores, aplicación de insecticidas y estacionalidad	33
3.4 Discusión	34
<b>4. Análisis espacio-temporal de la ocupación y abundancia de <i>Triatoma sordida</i> en el Chaco húmedo</b>	39

4.1	Introducción	40
4.1.1	Objetivos e hipótesis	41
4.2	Materiales y métodos	42
4.2.1	Área y diseño del estudio	42
4.2.2	Relevamiento de datos entomológicos y de vivienda	42
4.2.3	Análisis de datos	43
4.3	Resultados	44
4.3.1	Distribución de <i>T. sordida</i> por ecotopos pre-intervención (2007)	44
4.3.2	Distribución de <i>T. sordida</i> por ecotopos en vigilancia entomológica (2008–2010)	46
4.3.3	Variaciones temporales de la abundancia	48
4.3.4	Efectos del rociado con insecticida y la estacionalidad sobre la abundancia de <i>T. sordida</i> (2008–2010)	51
4.4	Discusión	52
4.4.1	Distribución de la infestación según ecotopos	52
4.4.2	Variaciones temporales de la abundancia relativa de <i>T. sordida</i>	54
5.	<b>Análisis metapoblacional de la ocupación pre-intervención de <i>Triatoma sordida</i> en el Chaco húmedo</b>	56
5.1	Introducción	57
5.1.1	Objetivo e hipótesis	58
5.2	Materiales y métodos	59
5.2.1	Área y diseño del estudio	59
5.2.2	Relevamiento de datos entomológicos y de vivienda	59
5.2.3	Análisis	60
5.2.3.1	Análisis espacial	61
5.2.3.3	Análisis de factores determinantes de la infestación	61
5.2.3.4	Análisis de modelo metapoblacional	62
5.3	Resultados	65
5.3.1	Análisis espacial y determinantes de la infestación	65
5.3.2	Modelo metapoblacional de Función Incidencia y simulación	68
5.4	Discusión	71
6.	<b>Interacciones entre especies de triatominos</b>	77
6.1	Introducción	78
6.1.1	Objetivos e hipótesis	79
6.2	Materiales y métodos	80
6.2.1	Análisis a nivel de sitio	80

6.2.2 Análisis a nivel de vivienda .....	82
6.3 Resultados .....	83
6.3.1 Análisis a nivel de sitio .....	83
6.3.2 Análisis a nivel de vivienda .....	89
6.4 Discusión .....	104
<b>7. El ambiente como determinante de la infestación .....</b>	<b>109</b>
7.1 Introducción .....	110
7.1.1 Objetivos e hipótesis .....	112
7.2 Materiales y métodos .....	113
7.2.1 Área de estudio .....	113
7.2.2 Clasificación de imágenes satelitales .....	114
7.2.3 Interpretación de los bosques en clases .....	114
7.2.4 Análisis .....	115
7.3 Resultados .....	117
7.3.1 Clasificación de las coberturas del suelo .....	117
7.3.2 Caracterización ambiental del entorno de las viviendas .....	122
7.3.3 El entorno ambiental de la vivienda y la infestación .....	123
7.4 Discusión .....	124
7.4.1 El ambiente como factor determinante de la infestación .....	125
7.4.2 Fortalezas y limitaciones de los estudios ambientales aplicados a la ecología de triatominos .....	126
7.4.3 Historia y alcances de los estudios ambientales y la ecología de triatominos .....	130
<b>8. Integración de resultados y alcances para la salud pública .....</b>	<b>133</b>
8.1 Dificultades en el control de <i>T. infestans</i> en el Gran Chaco .....	133
8.2 Los triatominos secundarios como indicadores del riesgo de infestación por <i>T. infestans</i> .....	135
8.3 Triatominos secundarios: entre la indiferencia y la preocupación .....	136
8.4 <i>T. sordida</i> en el Cono Sur Americano .....	138
8.5 Distribución regional y relación con variables ambientales .....	139
8.6 Limitaciones, alcances y reflexiones finales .....	140
<b>Referencias .....</b>	<b>142</b>
<b>Anexo I .....</b>	<b>161</b>
<b>Anexo II .....</b>	<b>165</b>



## 1. Introducción general

---

### 1.1 Ecología de vectores y epidemiología del paisaje

Los organismos vivos se distribuyen en forma heterogénea en el espacio y en el tiempo. Esta observación se remonta a los inicios de la Ecología como ciencia, mucho antes de ser denominada como tal (Haeckel 1866). Alexander von Humboldt la describió en su primer volumen de Cosmos:

*“que la geografía de los seres orgánicos no trata sino de los gérmenes ya desarrollados, determinando la patria que adoptan y las regiones a donde influencias exteriores los llevan; investigando sus relaciones numéricas y limitándose, en pocas palabras, a trazar su distribución general en la superficie del globo”*

Actualmente y en camino a la formulación de una teoría general de la ecología, la distribución heterogénea de los organismos representa su primer principio fundamental (Scheiner y Willig 2008).

La capacidad de predecir la ubicación y abundancia de los organismos en el espacio y el tiempo cobra especial relevancia cuando los organismos en cuestión son vehículos de enfermedades. La asociación entre enfermedades que ocurren en determinados contextos ambientales y estacionales (*“connection of a disease with a definite geographical landscape and seasonal outbreak”*) permitió el desarrollo de la teoría de la nididad de Pavlovsky (Pavlovsky 1966). Esta teoría propone que un “nido” de infección requiere:

- agentes causales de enfermedades transmisibles, *patógenos*
- animales que aporten el o los agentes causantes de la enfermedad, *hospedadores*
- organismos competentes capaces de transmitir patógenos a hospedadores susceptibles, *vectores*

La dinámica de la transmisión de enfermedades requiere que coincidan en el espacio estos tres elementos, por lo que se vuelve un proceso inherentemente espacial (Ostfeld et al. 2005). Los cambios que provoca el hombre en el ambiente afectan la dinámica de los patógenos y sus organismos vectores, y permiten que los vectores accedan a hábitats contruidos o modificados por el hombre (Patz et al. 2008).

Las zoonosis de transmisión directa han sido abordadas a través de modelos matemáticos SIR y sus variaciones, mientras que las enfermedades transmitidas por insectos vectores han sido modeladas en su dimensión temporal respetando su transmisión indirecta, inicialmente expresadas en el modelo de transmisión de la malaria de Ross–McDonald (Ross 1915, Anderson y May 1992). Cada uno de los actores intervinientes en un ciclo de transmisión vectorial posee una dimensión espacial propia y atributos asociados: hábitos de vida, áreas de acción, y capacidad

para adaptarse al ambiente creado por las actividades humanas. Los elementos del paisaje están asociados con determinados vectores, hospedadores y condiciones ambientales (hantavirus: (Langlois et al. 2001), rabia: (Smith et al. 2002), Lyme: (Allan et al. 2003), Chagas: (Romaña et al. 2003), lo que remite a conceptos como patobiocenosis (Pavlovsky 1966), a partir de los cuales derivó la epidemiología del paisaje (Galuzo 1975). Los elementos del paisaje, según su clase, tamaño, forma, y arreglo espacial, podrían considerarse potenciales facilitadores de la transmisión de patógenos e indicadores de riesgo o incidencia (Ostfeld et al 2005). La caracterización de la configuración de un paisaje donde ocurren vectores y patógenos podría ser una herramienta fundamental para identificar arreglos espaciales que determinen la susceptibilidad de un área a la transmisión de determinados patógenos (Wiens 1995).

El estudio de estos sistemas involucra necesariamente herramientas espaciales y modelos que permitan incorporar la dimensión espacial contenida en la dinámica del sistema. Las herramientas necesarias implican Sistemas de Información Geográfica, Sistemas de Posicionamiento Global, estadística espacial para patrones de puntos o áreas (Pullan et al. 2012), información remota obtenida a través de fotografías aéreas y sensores a bordo de satélites de observación de la Tierra o meteorológicos (Hay 2000), modelos que permitan predecir y pronosticar el riesgo de infección, y por supuesto, un diseño de muestreo que permita abordar correctamente la estructura del nidus: la distribución espacio-temporal de vectores y patógenos y la complejidad de la transmisión (Reisen 2010).

## 1.2 La enfermedad de Chagas como caso de estudio

La enfermedad de Chagas, o tripanosomiasis americana, es una parasitosis causada por el agente patógeno *Trypanosoma cruzi*, que se transmite entre hospedadores mamíferos y al hombre a través de las heces de insectos hematófagos infectados de la subfamilia Triatominae, vectores. Allí donde pueden coincidir espacial y temporalmente el patógeno, el vector y animales hospedadores existe la probabilidad de exposición a la infección, lo que se ha llamado *riesgo ecológico* de transmisión de la enfermedad al hombre (Ostfeld et al 2005).

Los triatominos, pertenecientes al orden Hemiptera y a la familia Reduviidae, están principalmente restringidos al continente americano y se ha propuesto que aparecieron evolutivamente como grupo con la formación del continente, aunque su antigüedad se discute en función de si la aparición de la hematofagia es un carácter previo a su divergencia, común al grupo que sería entonces monofilético (Stevens et al. 2011) o si el grupo se considera parafilético, con la hematofagia surgiendo independientemente en grupos de insectos predadores y en momentos históricos diferentes (Schofield y Galvão 2009). Esta segunda idea es compatible con los

procesos de radiación y de centros de dispersión de triatominos a partir de refugios paleogeográficos durante la última glaciación propuestos por Oswaldo Forattini (1980). La transmisión de *T. cruzi* a través de triatominos se presume en una relación de 10 millones de años de antigüedad que puede relacionarse con la divergencia de linajes del parásito especializados en diferentes hospedadores (Zingales et al. 2009).

El establecimiento de poblados en áreas donde ocurría naturalmente la circulación de *T. cruzi* mediada por triatominos y con hospedadores animales silvestres, sentó las bases para que los habitantes se infectaran con el patógeno y desarrollaran la enfermedad de Chagas. Estas afirmaciones se basan en las evidencias de infección por *T. cruzi* halladas en momias incaicas, y también debido al gran número de nombres vernáculos que poseen los triatominos en los grupos étnicos que han poblado América, que indica un contacto prolongado con estos insectos (Guhl y Aufderheide 2010).

El proceso de domiciliación o domesticación de triatominos implica la especialización de los organismos en un hábitat doméstico o peridoméstico que se supone de mayor estabilidad que los ecotopos silvestres (Schofield et al. 1999), con mayor frecuencia de alimentación debido a la disponibilidad de animales de cría, compañía y sinantrópicos, con mayor densidad poblacional de los triatominos y menor probabilidad de encuentro con depredadores (Riaño et al. 2009). Actualmente existe un consenso general en que el proceso de domesticación ocurriría en forma oportunista (Schofield et al. 1999), y originado en la escasez de fuentes de alimentación y de refugio en los hábitats silvestres. La destrucción de las áreas silvestres sería el principal motivo por el cual se inicia un proceso de domesticación, ya que provocan tanto la disminución de las áreas de refugio como la disminución de abundancia de animales que son fuentes de alimentación de los triatominos (Forattini 1980).

Durante el proceso de especialización en la domiciliación se espera que ocurra la pérdida de variabilidad genética, tanto por la selección de los genotipos que pueden colonizar hábitats de las características de la vivienda humana (llamada *pre-adaptación* por algunos autores, e.g. (Aragão 1983, Forattini et al. 1983, Nascimento et al. 1997) como por el efecto fundador (Dujardin 1998). Las poblaciones resultantes serían domiciliadas obligadas y no podrían sobrevivir en ambientes silvestres (Schofield et al. 1999). El control vectorial sobre especies domiciliadas es posible y tiende a ser muy efectivo ya que las vías de reinfestación son estrictamente las que unen a las viviendas infestadas entre sí, y no involucran focos silvestres de triatominos (Forattini 1980). El control de especies silvestres invasoras y en proceso de domiciliación resultaría más complejo.

La presencia de triatominos se verifica en una gran variedad de hábitats de la vivienda rural que pueden interpretarse a lo largo de un gradiente de condiciones

antrópicas: desde hábitats silvestres que ocurren en el bosque o en zonas de transición hacia el área de la vivienda rural (madrigueras de mamíferos, nidos de aves, corteza de árboles), estructuras parcialmente modificadas de la zona peridoméstica de la vivienda (corrales construidos con troncos y maderas traídas del bosque, que albergan animales), estructuras muy modificadas en la zona peridoméstica (depósitos de alimentos, cocinas, con más de una pared y techo), y estructuras muy modificadas que constituyen las habitaciones de las personas (el domicilio, el espacio donde duermen las personas). De acuerdo con su capacidad de adaptación a las estructuras antrópicas, las especies de triatominos han sido clasificadas como domésticas, domiciliadas, intrusivas y silvestres (Waleckx et al. 2015), en un intento por definir su relevancia potencial como vectores de *T. cruzi* y de entender mejor los procesos de domiciliación.

La relevancia de las poblaciones peridomésticas de triatominos se debe ante todo a su probada infección por *T. cruzi* (Bar et al. 2002, Ceballos et al. 2006), y a su potencial capacidad para invadir y reinvadir las viviendas (Abad-Franch et al. 2010b). Al tratarse de especies nativas y ubicuas en su área de distribución, las poblaciones silvestres pueden constituirse en fuentes de reinfestación imposibles de tratar a escala del ambiente silvestre (Waleckx et al 2015, Forattini 1980).

### **1.3 Abordaje espacio-temporal de los procesos involucrados en la invasión y domesticación de los triatominos silvestres**

De acuerdo con Abad-Franch y colaboradores (2010b), la colonización de las estructuras humanas por especies de triatominos silvestres involucra tres procesos ecológicos:

- 1) la inmigración. El abandono del ecotopo original puede ocurrir caminando (distancias cortas) (Vazquez-Prokopec et al. 2004, 2006, Abrahan et al. 2011, Gürtler et al. 2014a) y mediante el vuelo (se presumen distancias más largas) en un proceso de transporte activo, motivado principalmente por la falta de alimento (Schofield et al. 1991, 1992, Lehane et al. 1992, McEwen y Lehane 1993, Carbajal de la Fuente et al. 2007), y también mediante transporte pasivo: en animales silvestres, en troncos usados como leña del monte a las viviendas, entre viviendas a través de personas que se visitan y trasladan bolsos con ropa o cajas con mercadería en donde viajan los triatominos.
- 2) el establecimiento. Involucra la fundación de una colonia por parte de una hembra con huevos fertilizados. Para que este proceso se complete deben existir sustratos adecuados para oviponer los huevos fertilizados, condiciones microambientales y disponibilidad de alimento adecuadas para su resguardo y que permitan la ecdisis de los nuevos individuos a través

de los cinco estadios ninfales hasta alcanzar el estadio adulto. La estocasticidad demográfica jugará un rol fundamental en este proceso, disminuyendo la probabilidad de establecimiento de las hembras inmigrantes.

- 3) la colonización. La colonia fundada puede completar un ciclo reproductivo y aumentar su tamaño poblacional. Durante este proceso, las tasas vitales de la población se verán afectadas por las condiciones ambientales en las estructuras que habitan, la disponibilidad de hospedadores, y las actividades de control de triatominos que se efectúen en la vivienda.

El estudio de estos procesos ha sido abordado a través de modelos matemáticos, estadísticos y simulaciones que tienen en cuenta su naturaleza espacio-temporal (Schofield y Matthews 1985, Rabinovich y Himschoot 1990, Castañera et al. 2003, Barbu et al. 2010, Roux et al. 2011a), alimentados con estudios descriptivos y experimentales sobre la biología y ecología de las especies modeladas (Carcavallo y Martínez 1972, Rabinovich 1972, Gorla y Schofield 1989, Oscherov et al. 1996, Cecere et al. 2003). La naturaleza discreta de los numerosos sitios colonizables por triatominos y los procesos que impiden su colonización total (emigración, éxito de establecimiento, estocasticidad demográfica y ambiental), sugieren en sus poblaciones una dinámica de persistencia temporal a escala metapoblacional (Levins 1969, Hanski 1999). Los modelos metapoblacionales espacialmente explícitos permiten simular estocásticamente los eventos secuenciales de colonización y extinción en una red de parches con determinada configuración espacial, y evaluar los cambios en la proporción de parches ocupados, estados asintóticos y transitorios, y tiempo transcurrido hasta alcanzarlos (Sjögren-Gulve y Hanski 2000). Estas son herramientas fundamentales para aumentar el conocimiento sobre el sistema ecológico de la enfermedad de Chagas; aportar señales de alarma sobre situaciones de posible domiciliación de triatominos silvestres, y métodos de estratificación del riesgo epidemiológico que contribuyan a mejorar las estrategias de control y vigilancia en las áreas endémicas.

#### **1.4 Control vectorial**

Las enfermedades tropicales desatendidas (Neglected Tropical Diseases, NTDs) actualmente incluyen 18 enfermedades infecciosas extremadamente frecuentes y crónicas que afectan a personas en condiciones de pobreza, principalmente en los países subdesarrollados (WHO 2017). Tomando como criterio la prevalencia y la cantidad de años de vida saludables perdidos por discapacidad que provoca cada NTD, la enfermedad de Chagas se ubica entre las más relevantes en América Latina (Hotez et al. 2008). Desde la década de 1990 y en coordinación

con la Organización Mundial de la Salud, se han organizado estrategias de cooperación entre los países afectados, llamadas Iniciativas Subregionales de Prevención y Control de la Enfermedad de Chagas. La primera en organizarse fue la Iniciativa del Cono Sur (1992), seguida por la de Centroamérica y Belice (1997), la de la Subregión Andina (1998), y las de los países amazónicos y México (2004) (PAHO y WHO 2016). En los países del Cono Sur, la Iniciativa de Salud del Cono Sur (INCOSUR) definió un programa de eliminación regional del principal vector domiciliado, *T. infestans*, basado en el uso de insecticidas con poder residual (Silveira et al. 2002).

El uso de insecticidas piretroides de poder residual se remonta a la década de 1980 en la que reemplazaron a los insecticidas sintéticos organoclorados (BHC, hexaclorobenceno), carbamatos (propoxur y Bendiocarb) y organofosforados (malation); el primero era de bajo poder residual y debía, por lo tanto, aplicarse en dosis altas, posiblemente tóxicas, y frecuentes. Los piretroides son biodegradables, no requieren dosis altas para ser efectivos, son fáciles de aplicar disueltos en agua, no tienen olor ni manchan las superficies, y su toxicidad al ser humano y los animales domésticos es muy inferior a la de sus predecesores. Su poder residual dentro de los domicilios puede extenderse a un año (Dias et al. 2002, Pessoa et al. 2015).

Las estrategias de intervención con insecticidas piretroides sobre las viviendas rurales tuvieron fases iniciales “de ataque”, donde se rociaron todos los sitios de las viviendas de regiones completas, independientemente de la infestación de cada vivienda; y fases posteriores de monitoreo de la reinfestación y control vectorial, en ciclos anuales o semestrales, total o parcialmente descentralizados. Esto permitió prácticamente alcanzar la meta de erradicación de los triatominos domiciliados que no poseen colonias silvestres (Schofield 1994). Sin embargo, durante el monitoreo de la infestación en las áreas intervenidas comenzó a registrarse la aparición de otras especies de triatominos, nativas de cada región y que habitan áreas silvestres (Dias 1988, Diotaiuti et al. 1994, Diotaiuti 1997, Monroy et al. 2003, Suarez-Davalos et al. 2010), principalmente en las estructuras que rodean a las viviendas (peridomicilio).

Los insecticidas piretroides tienen menor eficacia en hábitats peridomésticos (Ramsey et al. 2003, Gürtler et al. 2004) por estar expuestos al rocío y a la lluvia, que los lava; a la luz solar, que los degrada; y al polvo y tierra que puede cubrirlos (Schofield 1994). Los efectos del rociado con insecticidas de poder residual sobre especies de triatominos no domiciliadas raramente han sido tenidos en cuenta (cf. Diotaiuti et al. 1998), aunque se supone que debido a una mayor variabilidad genética deberían mostrar una susceptibilidad menor (Dias 1988, Pessoa et al 2015).

No están establecidas aún las causas y mecanismos asociados al arribo de triatominos silvestres al peridomicilio de las viviendas donde se han controlado las

poblaciones de triatominos domiciliadas: ¿es parte de un proceso de domesticación en curso?, ¿se relaciona con el nicho ecológico vacante que dejaría la especie controlada?, ¿se ve diferencialmente favorecido por una susceptibilidad menor de las especies no domiciliadas a los insecticidas piretroides, tanto intrínseca como debido a su baja efectividad en el peridomicilio?, ¿es obligada debido a la destrucción de los ambientes silvestres que suelen habitar las especies silvestres?

De acuerdo con Schofield y colaboradores (1999), el control de vectores de la enfermedad de Chagas debe obligatoriamente involucrar la vigilancia y monitoreo de especies *inusuales* en las viviendas que puedan (o no) reinvadirlas una vez controladas las especies domiciliadas. En el mismo sentido, Guhl y colaboradores (2009) han insistido en que los esfuerzos de los programas de control se concentren en impedir el encuentro entre triatominos y personas, y aportar estrategias novedosas que contribuyan a ordenar y manejar adecuadamente el peridomicilio de la vivienda rural de forma tal de impedir su colonización por triatominos.

### 1.5 Eco-epidemiología de la enfermedad de Chagas en el Gran Chaco

Uno de los “hot-spots” de ocurrencia de enfermedades infecciosas desatendidas se encuentra en la ecorregión del Gran Chaco, que abarca secciones de Argentina, Bolivia y Paraguay (Hotez 2014). En esta región en Argentina afecta a unas 2 millones de personas (WHO 2015). De las casi 150 especies de triatominos descriptas en la actualidad, 12 están presentes en la ecorregión del Gran Chaco (Gorla y Noireau 2010). El principal vector de la enfermedad de Chagas en el Gran Chaco es *Triatoma infestans*, y su eliminación fue el objetivo principal de la Iniciativa del Cono Sur. Las acciones de control lograron interrumpir la transmisión transfusional y vectorial (por *T. infestans*) en Uruguay, Chile, Brasil, ocho provincias de Argentina y la región oriental del Paraguay, pero lograron menores progresos en el Gran Chaco (Schofield y Dias 1999).

Los ambientes domésticos y peridomésticos ofrecen numerosos refugios y hospedadores durante todo el año, permitiendo que las poblaciones de triatominos alcancen abundancias mucho mayores que en ambientes silvestres (WHO 2002, Gürtler et al. 2014a). La presencia de triatominos silvestres en las áreas (peri)domésticas ha sido asociado con el tipo de construcción y materiales usados en las estructuras que albergan animales (gallinas, cabras, cerdos) o alimentos (depósitos de maíz, *trojas*) ya que se considera que recrean sus ecotopos silvestres naturales. También ha sido asociada con la presencia de mamíferos o aves, la iluminación de las habitaciones de las personas y la proximidad a áreas silvestres (Andrade et al. 1995, Gajate et al. 1996, Walter et al. 2005, Dumonteil et al. 2013, Rossi et al. 2015). El tamaño de las poblaciones de triatominos, su abundancia, se

asocia positivamente con el número de hospedadores disponibles (Cecere et al. 1997, Enger et al. 2004).

En el Chaco argentino se han estudiado detalladamente sistemas ecológicos que involucran principalmente a *T. infestans*. Se han abordado preguntas sobre los patrones espaciales de la infestación (Gurevitz et al. 2011, Gaspe et al 2012), y de los procesos involucrados en la reinfestación de las viviendas rurales luego de la aplicación residual de insecticidas en comunidades rurales de Santiago del Estero y Chaco (Cecere et al. 2004, Vazquez-Prokopec et al. 2008). Algunas de las poblaciones de triatominos no domiciliados también han sido abordadas (Gajate et al. 1996, Canale et al. 2000, Bar y Wisnivesky-Colli 2001, Bar et al. 2002, Vazquez-Prokopec et al. 2005, 2008, Cavallo et al. 2016) aunque sólo ha sido considerada la descripción de la ocupación en ecotopos peridomésticos independientemente del proceso de control de *T. infestans* ocurrido regionalmente en los últimos 30 años (excepto para *Triatoma guasayana*, Vazquez-Prokopec et al 2005, 2008).

El monitoreo de las poblaciones de triatominos por plazos de tiempo que acumulan muchos ciclos reproductivos completos (anuales) constituye una oportunidad única para encarar detallados análisis enfocados en los ensambles de triatominos no domiciliados, sobre la ocupación de hábitats, su asociación con variables ambientales, las posibles interacciones entre ellos y con el ambiente, y proyecciones temporales y espaciales de esa ocupación.

## 1.6 Objetivo e hipótesis generales

### 1.6.1 Objetivo general

Investigar los patrones de infestación de especies de triatominos con énfasis en especies silvestres que también ocupan el peridomicilio, en dos zonas del Chaco argentino, para identificar los determinantes ambientales de su presencia a escala de sitio (parche) y de vivienda, y ahondar en los posibles mecanismos subyacentes que los generan, con el fin de incrementar nuestro conocimiento sobre especies nativas potencialmente riesgosas en un contexto de cambio global en el uso de la tierra y creciente control de *T. infestans*, el principal vector de la enfermedad de Chagas.

### 1.6.2 Hipótesis general

La principal hipótesis que guía los estudios sobre la eco-epidemiología de la enfermedad de Chagas es que los patrones espacio-temporales de infestación, infección y transmisión se hallarían estrechamente asociados a determinantes ambientales (tipo de vivienda, disponibilidad de refugio para el vector), demográficos (número de animales hospedadores en la vivienda), socioeconómicos (usos de la



tierra), culturales o de prácticas (uso de insecticidas en el hogar) y biológicos (presencia y abundancia previas de *T. infestans* y otros triatominos silvestres). Estos factores actuarían a múltiples niveles y escalas espaciales y temporales, del sitio a la región, por lo cual considerarlas es fundamental ya que afectan nuestra capacidad para comprender los patrones observados.

Este proyecto de tesis se encuadra en un proyecto más amplio del Laboratorio de Eco-Epidemiología realizado en dos municipios de la ecorregión del Gran Chaco: Pampa del Indio, en la provincia de Chaco, perteneciente al chaco húmedo y cercano a la transición al chaco seco, y Amamá, en la provincia de Santiago del Estero, perteneciente al chaco seco semi-árido. La descripción de las áreas de estudio junto con la historia de las intervenciones de salud pública ocurridas durante el período estudiado en cada una de ellas, será abordada en detalle en el capítulo 2. Allí también serán descriptos los análisis estadísticos comunes a varios capítulos de esta tesis. Aquellos procedimientos utilizados para análisis particulares serán abordados en la metodología del capítulo correspondiente. Los capítulos 3 y 4 abordarán el análisis espacio-temporal de la ocupación de hábitats de la vivienda rural por poblaciones de triatominos silvestres y el efecto que provocan sobre su abundancia los rociados con insecticidas piretroides dirigidos a *T. infestans*. El capítulo 3 se centrará en el área de estudio Amamá y tendrá como protagonista a *Triatoma garciabesi*, mientras que el capítulo 4 abordará el área de estudio Pampa del Indio enfocado en las poblaciones de *Triatoma sordida*. En conjunto, estos capítulos se preguntan por las características intrínsecas de los hábitats que pueden determinar la infestación y abundancia de poblaciones de triatominos. Las poblaciones de triatominos que habitaban el área rural de Pampa del Indio antes de la intervención del sistema en 2007 han sido objeto de relevamientos exhaustivos demográficos, espaciales y ambientales, que describen con detalle el estado del sistema luego de un período prolongado sin grandes perturbaciones (más de 10 años). Esto permitió estudiar la ocupación como resultado de una dinámica demográfica espacio-temporal de metapoblación, desarrollado en el capítulo 5. Este capítulo considera un sistema espacialmente explícito y se pregunta si es necesario comprender los procesos de movimiento entre sitios para comprender los patrones espaciales de infestación. Las posibles interacciones entre las especies que conforman los ensambles de cada área de estudio fueron estudiadas a partir de sus patrones de ocupación en el tiempo en el capítulo 6. El ambiente inmediato que circunda a cada vivienda y sus características podría resultar en una variable fundamental para comprender por qué algunas zonas de Pampa del Indio poseían originalmente diferente infestación, y sufrieron diferente grado de reinfestación a lo largo de los últimos 10 años de intervenciones sobre *T. infestans*. Esta pregunta será abordada en el capítulo 7. Por

último, en el capítulo 8 se considerarán integralmente los resultados de esta tesis, su discusión e implicancias para el control vectorial de la enfermedad de Chagas en el Chaco argentino.

## 2. Metodología general

---

### 2.1 Área de estudio e historia

Esta tesis se desarrolló en dos áreas pertenecientes al Gran Chaco, la ecorregión de bosques más extensa de América del Sur después de la Amazonía (The Nature Conservancy et al. 2005). Se caracteriza por ser una inmensa llanura atravesada por los ríos alóctonos Pilcomayo, Bermejo, Juramento-Salado y Tafí-Dulce en sentido noroeste-sudeste. El torrente de los ríos sufre marcadas variaciones estacionales que favorecen los procesos fluviales de modelado de la superficie terrestre: la gran cantidad de sedimentos transportados se acumula en albardones, y periódicamente colmata o tapona el cauce principal que entonces rompe el albardón y permite que el cauce de los ríos divague por la llanura de inundación (Torrella y Adámoli 2005).

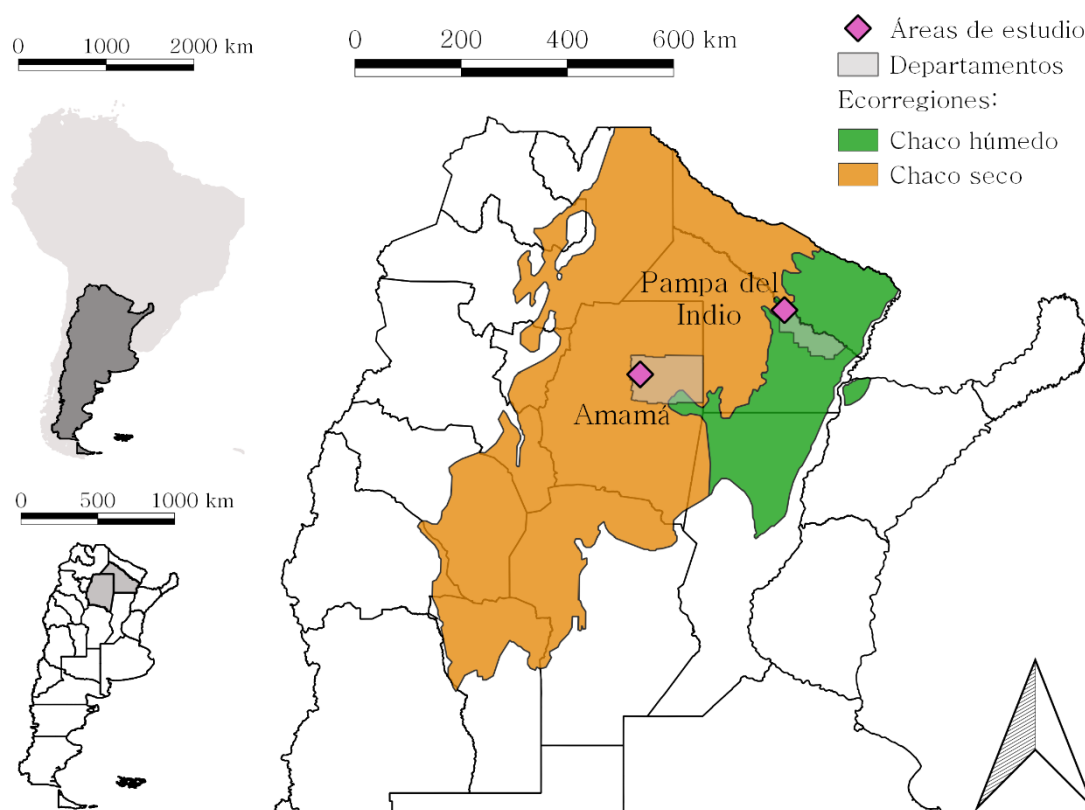
El clima es marcadamente estacional, con precipitaciones concentradas en los meses de verano de octubre a abril y la estación seca de longitud variable de acuerdo a la zona, que se extiende de 2 a 7 meses. La región es atravesada por dos gradientes ambientales: de temperatura, que disminuye de norte a sur, y de humedad o precipitación, que disminuye de este a oeste (Bachmann et al. 2007), lo que permite definir dos ecorregiones: el Chaco Seco y el Chaco húmedo (Brown et al. 2006).

Fisionómicamente, el Gran Chaco sostiene amplias extensiones de bosque salpicadas con pastizales, sabanas y humedales. Las comunidades vegetales pueden entenderse como definidas por la posición relativa que ocupan en los gradientes de topografía, temperatura y humedad. Los ríos que atraviesan el área transportan semillas provenientes de la ecorregión de las Yungas, lo que hace que la composición específica en distintas zonas del paisaje varíe según su grado de conexión histórica con los cauces de los ríos.

La región ha sufrido históricamente deforestaciones masivas para alimentar la industria del tanino y la extracción de madera para durmientes de ferrocarril, enfocada sobre las especies de quebracho *Schinopsis lorentzii* y *Schinopsis balansae*, pero también de lapacho, urunday y guayacán. En la actualidad el proceso de fragmentación del bosque continúa debido a la extracción maderera orientada a especies de algarrobo (género *Prosopis*) para mueblería, y de otras maderas como quebracho blanco y guayacán para carbón; y al avance de la frontera agrícola-ganadera (Gasparri y Grau 2009, Piquer-Rodríguez et al. 2015). La población rural del área se sostiene a base de economías de subsistencia que involucran el aprovechamiento de la madera y de la fauna silvestre, actividades que impulsan y aceleran los cambios en la cobertura de la tierra. La cría extensiva de animales involucra ganado vacuno y caprino, que suele pastar en lotes donde se siembra forraje o dentro del bosque.

La *vivienda* se consideró conformada por el domicilio propiamente dicho (las estructuras que albergan habitaciones de personas), y el área que lo rodea

denominada peridomicilio. Éste consiste en un patio donde se encuentran diferentes estructuras naturales y antrópicas, e.g. cocinas, depósitos, baños, corrales, gallineros, hornos. Cada unidad estructural utilizada por los habitantes de la vivienda o por sus animales domésticos y de cría, que pudiera proveer de refugio a triatominos, se consideró un *sitio*. Los sitios fueron clasificados de acuerdo a su uso principal en *hábitats* o *ecotopos*. Algunos ecotopos están más representados que otros (e.g., una vivienda puede disponer de más de un domicilio). Los hábitats destinados a gallinas para dormir o anidar son variables y característicos de cada área.



**Figura. 2.1** Áreas de estudio: Amamá y comunidades vecinas, en el departamento Moreno de la provincia de Santiago del Estero, en la ecorregión del Chaco seco, y Pampa del Indio, en el municipio de San Martín de la provincia de Chaco y ecorregión del Chaco húmedo.

### 2.1.1 Amamá, Santiago del Estero

La localidad de Amamá (27° 12' S - 63° 2' O) pertenece al departamento Moreno de Santiago del Estero y se ubica en una región semi-árida de nuestro país, con un promedio de precipitaciones anuales de entre 500 y 700 mm, y 22°C de temperatura media. La matriz ambiental se compone de bosque chaqueño degradado

representado principalmente por especies del género *Schinopsis*. Hacia los años 1990 la principal actividad productiva del área se basaba en la extracción de madera y la producción de carbón. La mayoría de las viviendas estaban hechas de paredes de adobe y techos de paja, con una o dos habitaciones adyacentes destinadas a las personas. El peridomicilio incluía estructuras como depósitos, corrales de cabras y cerdos, y estructuras para la cría de aves de corral (Figura 2.2). Entre ellas están los nidos donde empollan las gallinas, de composición variable y usualmente sobre el suelo; los corrales de gallinas, muchas veces formando parte de otra estructura del peridomicilio (Figura 2.2); y árboles donde las gallinas suelen subir y perchar, variable en el tiempo.



**Figura 2.2** Vivienda rural del área de estudio Amamá, Santiago del Estero. Arriba izquierda, domicilio. Abajo izquierda, corral de cabras. Las imágenes de la derecha corresponden a estructuras utilizadas por aves de corral: arriba, gallinero y depósito; abajo, árbol donde suben las gallinas.

Las primeras intervenciones para el control de triatominos en las viviendas rurales ocurrieron hacia el año 1985 cuando Amamá consistía en unos 100 habitantes

distribuidos en pequeños grupos de viviendas separadas por bosque. La infestación por *T. infestans* fue del 88% de las viviendas del área, se redujo a 0% los primeros 6 meses post-intervención, y creció hasta el 96% en el año 1992 previo a una nueva intervención (Gürtler et al. 1994). Hasta 1996 el área se monitoreó una o dos veces por año junto con el Programa Nacional de Chagas que intervino con rociados focales sobre los sitios hallados positivos para *T. infestans*. A partir de 1996, en el marco del llamado “Plan Ramón Carrillo”, el programa de intervención transfirió la vigilancia entomológica y las actividades de control a las comunidades y monitoreó el proceso y la infestación en forma anual. Hasta 1999 el insecticida necesario para los rociados fue efectivamente provisto por el Programa Nacional de Control de Vectores, pero con posterioridad el organismo estatal comenzó a sufrir inconvenientes con la adecuada compra y distribución del insecticida, lo que en la práctica provocó la interrupción de las tareas de control vectorial. Durante la fase de vigilancia que se extendió entre 1992 y 2002 se realizaron visitas periódicas a las viviendas, anualmente excepto en 2001, y cada 6 meses siempre que fue posible. El ensamble de triatominos no domiciliados que incluye a *T. guasayana* y *T. garciabesi* ha sido caracterizado por Gürtler et al. (1999), Canale et al. (2000), y especialmente para *T. guasayana* por Vazquez-Prokopec et al. (2005, 2008).

#### 2.1.2 Pampa del indio, Chaco

En el Municipio de Pampa del Indio (25° 55' S – 56° 58' O), Departamento San Martín, Provincia Chaco, el Laboratorio de Eco-Epidemiología trabaja desde 2007 sobre el control del principal vector de la Enfermedad de Chagas, *T. infestans*, y la transmisión del parásito causante de la enfermedad. El área de estudio seleccionada (denominada “área 1” en trabajos previos del grupo) se ubica al norte del Municipio y contó con 368 viviendas rurales y 24 edificios públicos en 2007, organizados en 13 parajes que cubren una superficie de 450 km<sup>2</sup>. Las actividades de control vectorial han sido históricamente esporádicas y la última intervención de control encabezada por personal de salud pública al momento del inicio de las actividades del grupo ocurrió entre 1996 y 1997. Esta área de trabajo fue elegida inicialmente por el alto nivel de infestación de las viviendas con *T. infestans* según estadísticas del Programa de Chagas de la provincia de Chaco.

Geográficamente, el área de estudio comprende una llanura por la que discurren diferentes arroyos y lagunas en herradura otrora conectados con el cauce principal del Río Bermejo. Las coberturas del suelo incluyen el bosque en galería que acompaña el límite norte del área sobre el Río Bermejo, una matriz de monte secundario que consiste en bosques con especies representantes de las Yungas y del Dominio Chaqueño con diferente grado de degradación según la zona, y parches

de parcelas destinadas en su mayor medida a cultivo de especies aptas para el pastoreo.

La mayoría de los domicilios se componen de paredes de barro y paja y techos de chapa de metal o cartón corrugado alquitranado. Las estructuras de cocinas peridomésticas que compartieron una pared o techo con las habitaciones de las personas se las consideró también parte del domicilio. Las estructuras para aves de corral incluyen *nideros*, donde las gallinas empollan, usualmente elevados y contruidos con una gran variedad de materiales y combinaciones diferentes; *gallineros*, casi nunca de alambre sino de tablas de madera, barro y paja, e incluyeron genéricamente a las estructuras de varillas de madera que contienen a pollitos recién nacidos; y *árboles de gallinas* donde las gallinas suben a dormir usualmente ayudadas por una escalera hecha de palos, e incluyeron estructuras de troncos que cumplen la misma función. Se mantuvo la diferencia entre depósitos de cosas (materiales de construcción, muebles, elementos de trabajo del campo) y depósitos de maíz (llamados “trojas”) y otros alimentos, por poseer características que los vuelven muy diferentes en cuanto a riesgo de infestación por triatominos (resultados de esta tesis, capítulo 4). Otras estructuras peridomésticas poco frecuentes como pequeñas capillas hechas de material que permanecen usualmente cerradas, materiales apilados muy variables en posición y duración en el peridomicilio, y estructuras abandonadas donde las gallinas pueden subir a dormir o empollar (e.g., vehículos abandonados) fueron categorizadas como *otros*. (Gurevitz et al, 2011) (Figura 2.3).

En el año 2007 se realizó un muestreo piloto de la infestación por triatominos durante el mes de septiembre, que abarcó 51 viviendas: el 11% de las viviendas del área. Durante noviembre del 2007 se realizó la evaluación entomológica de la infestación de todos los sitios domésticos y peridomésticos de cada una de las viviendas del área. La posición de cada vivienda fue georreferenciada mediante un Sistema de Posicionamiento Global de precisión (GeoXM; Trimble Navigation Ltd, Sunnyvale, CA). Las viviendas infestadas por *T. infestans* ascendieron al 45,9% de las 327 habitadas, lo que correspondió al 7,4% de los 2.584 sitios que fueron sistemáticamente inspeccionados. Todas las viviendas con todos sus sitios constitutivos fueron rociados con insecticidas piretroides (el llamado “rociado masivo” o fase de ataque, que refiere a la intervención masiva del sistema), independientemente de su condición de infestación. Durante los siguientes 35 meses (i.e., tres años) las viviendas se revisaron en busca de triatominos cada 4 a 7 meses. Todas las viviendas que se hallaron positivas para *T. infestans* fueron intervenidas bajo diferentes modalidades en un esquema secuencial de intervención adaptativa para investigar e implementar mejoras al control de los triatominos como producto de la investigación: rociado total (todos los sitios) de la vivienda con insecticidas piretroides, rociado sólo del sitio hallado positivo, rociado total de la vivienda pero



con doble dosis de piretroide en el peridomicilio, rociado sólo del sitio positivo pero con insecticida Malatión debido a la comprobada resistencia a piretroides. El período de 3 años de intervención dejó como saldo una infestación del 1% por *T. infestans* (Gurevitz et al. 2013). El área se encuentra desde entonces y hasta la actualidad bajo vigilancia entomológica y las viviendas se visitan anualmente para monitorear la infestación y rociar las viviendas infestadas con insecticidas piretroides.



**Figura 2.3** Vivienda rural del área de estudio en Pampa del Indio, Chaco. Arriba, estructuras que corresponden a las habitaciones de las personas (domicilio), cocinas y depósitos. Abajo, estructuras peridomiciliarias utilizadas por aves de corral: a la izquierda, nideros; a la derecha, estructura de palos sobre un árbol de gallinas.

Durante los relevamientos entomológicos se recolectó información sobre variables demográficas, ambientales y socio-culturales en cada vivienda: características de la estructura y la construcción, materiales utilizados, antigüedad, estructuras peridomésticas, número de personas, edad y sexo, grupo poblacional (etnia Qom y criollos), propiedad de animales domésticos de cada tipo y prácticas de manejo (presencia y número en domicilio y peridomicilio), y uso de insecticidas (tipo, frecuencia, motivo). El estudio de la infestación y re-infestación de las viviendas con *T. infestans* en el área durante los 3 primeros años posteriores a la intervención masiva del sistema fue objeto de la tesis doctoral del Dr. Juan Gurevitz (Gurevitz et al. 2011, 2013).



*T. sordida* fue hallado en relevamientos de triatomíneos en ambientes silvestres con trampas cebadas de captura viva (Noireau) ubicadas en huecos de troncos en árboles en pie y caídos (Alvarado-Otegui et al. 2012) y también en las viviendas del área (Macchiaverna et al. 2015). Ninguno de los ejemplares de *T. sordida* capturados en ambientes silvestres estuvo infectado con *T. cruzi*. Sin embargo, los ejemplares de *T. sordida* capturados en las viviendas del área presentaron una prevalencia de infección del 1% (número examinado, n = 290). Los ejemplares de *T. sordida* capturados durante la línea de base y los primeros 2 años de vigilancia entomológica que estuvieron infectados con *T. cruzi* al microscopio óptico ascendieron a 9, de los cuales uno presentó infección por la unidad discreta de tipificación (UDT) TcV y cinco presentaron TcVI (típicamente asociadas al ciclo doméstico y peridoméstico y halladas en perros y gatos), y tres presentaron TcI (asociada al ciclo de transmisión silvestre y a armadillos y roedores) (Maffey et al. 2012).

## 2.2 Diseño del estudio y toma de datos

Se realizó un estudio longitudinal basado en las series temporales de capturas de triatomíneos por unidad de esfuerzo en todos los sitios de las viviendas rurales de dos áreas del Chaco argentino. En Amamá, Santiago del Estero, la serie abarca 10 años de registros periódicos entre 1992 y 2002. En Pampa del Indio, Chaco, la serie abarcó 3 años de monitoreo periódico exhaustivo cada 3-4 meses entre 2008 y 2010, la que continuó con monitoreos anuales hasta 2016 (Figura 2.4).

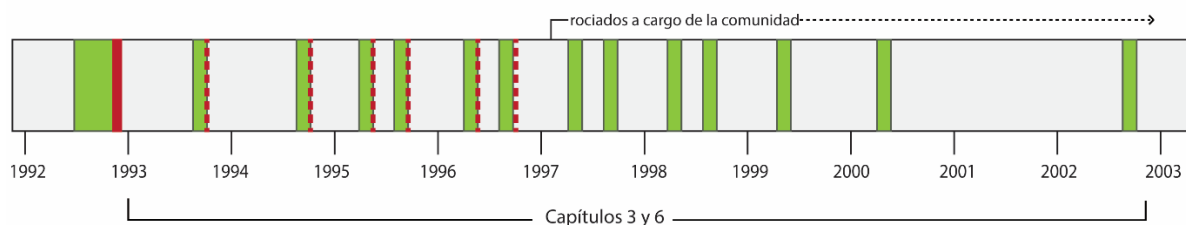
### 2.2.1 Relevamiento entomológico e intervenciones con insecticida

Todos los sitios de las viviendas fueron inspeccionados por dos evaluadores calificados del correspondiente Programa Provincial o Nacional de Control de Vectores para determinar la presencia y abundancia relativa de triatomíneos por el método de hora-hombre. Este método se basa en la realización de un esfuerzo de búsqueda estandarizado de acuerdo con la cantidad de personas que efectúan la búsqueda y el tiempo total utilizado. La inspección de cada sitio doméstico y peridoméstico se prolongó durante 15 minutos o hasta que no hubiese nada que revisar (en el caso de sitios peridomésticos que pudieron desarmarse), utilizando un aerosol a base de tetrametrina al 0,2% (Icona, Espacial) como agente desalojante de los insectos. Los triatomíneos recolectados fueron transportados al laboratorio de campo en bolsas plásticas rotuladas con el número de la vivienda y el sitio de captura. Luego los triatomíneos fueron identificados bajo lupa y contados por especie, estadio, y sexo en los individuos adultos (métodos descriptos en Gurevitz et al. 2011).

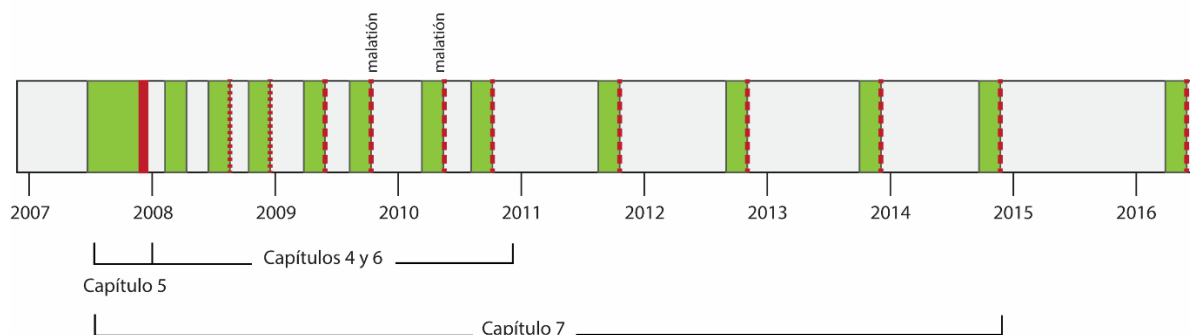
Los rociados estándar se efectuaron con dosis 25 mg/m<sup>2</sup> de deltametrina floable (SC, K-Othrina, Bayer) utilizando aspersoras manuales de compresión. Las aplicaciones cubrieron los lados internos y externos de todas las paredes, los cielorrasos (o parte inferior de los techos), todas las estructuras peridomésticas,

muebles y materiales susceptibles de ser rociados. Cuando el rociado estuvo a cargo de los programas de control vectorial, junto con cada intervención sobre los domicilios de las viviendas se realizó el “expurgue” o rociado de todas las pertenencias (e.g., cajas de cartón, ropa, contenido de bolsas). No puede asegurarse que esta práctica se haya realizado siempre cuando el rociado estuvo a cargo de la comunidad (caso de Amamá y comunidades vecinas), o con posterioridad al período analizado en esta tesis.

#### Amamá - Santiago del Estero



#### Pampa del Indio - Chaco



**Figura 2.4** Esquema histórico de las intervenciones ocurridas en las áreas de estudio. En verde se indican las evaluaciones entomológicas realizadas en todas las viviendas de cada área. En rojo se señala el momento de los rociados con insecticidas, y su cobertura se muestra como una línea lisa cuando abarcó a todas las viviendas del área independientemente de su condición de infestación, como una línea de guiones cuando se aplicó a todos los sitios de las viviendas que estuvieron infestadas en al menos un sitio, o como línea de puntos cuando se aplicó sólo a los sitios infestados. Se señalan los períodos de datos analizados para cada uno de los capítulos de esta tesis.

### 2.2.2 Relevamiento de información de viviendas

Se relevó información de las viviendas potencialmente asociada a la infestación por triatomíneos. Se registraron variables relacionadas con el nivel socio-económico (cantidad de animales domésticos, sitio de la vivienda donde duermen), características de construcción de las estructuras de dormitorio y del peridomicilio, y disponibilidad de refugio para el principal vector domiciliado en ambas zonas, *T. infestans*; y otras relacionadas con las prácticas habituales de control de insectos en la vivienda (uso de insecticidas, tipo y frecuencia), sus medios de producción agrícola y ganadero (vacuno, ovino, equino, porcino), y práctica de extracción de leña del bosque circundante. La resolución temporal de cada variable (frecuencia de registro)

resultó variable entre y dentro de cada área de trabajo, según la disponibilidad de personal que realizara las preguntas a las personas y la longitud de la encuesta.

En Pampa del Indio se realizó un relevamiento de información ambiental que abarcó a todo el municipio y zonas aledañas de los municipios vecinos al sur, este y oeste. Se relevaron las coberturas del suelo con el objetivo de efectuar una clasificación supervisada sobre imágenes satelitales Landsat 5 TM y Landsat 8 OLI. El análisis detallado se desarrolla en el capítulo 7.

La información ambiental y socio-económica georreferenciada junto con la información entomológica correspondiente a cada vivienda fue ingresada a bases de datos implementadas en Access para el área de trabajo en Pampa del Indio, y en Excel para el área de trabajo en Amamá.

### **2.3 Análisis general**

Esta tesis aborda preguntas sobre la dinámica espacial y temporal de la infestación. La unidad de análisis natural de la infestación es cada sitio individual donde puede haber presencia de triatominos. Los sitios pueden caracterizarse individualmente de acuerdo con su función principal (ecotopo o hábitat), capacidad de refugio para triatominos, etc. Sin embargo, los sitios que pertenecen a la misma vivienda comparten características que corresponden a cada vivienda, e.g., frecuencia y tipo de intervención con insecticidas, actividades productivas de la familia, grado de contacto con el ambiente circundante. Adicionalmente, algunas variables son difíciles de resolver a nivel de sitio pero resultan naturales a nivel de vivienda, e.g., el número de animales de los que dispone la familia. Por último, las viviendas son la unidad de análisis y de intervención comúnmente utilizada por los programas de control de vectores de Salud Pública. Dado que las escalas de sitio y vivienda podrían reflejar procesos relevantes diferenciales de la infestación y reinfestación por triatominos, las preguntas abordadas en esta tesis son exploradas en ambos niveles, de acuerdo con la escala a la que estén las variables respuesta necesarias.

Diferentes preguntas requirieron la construcción de bases de datos según la unidad de análisis considerada: para el área de estudio Amamá se analizó la infestación del período completo a nivel de sitio y de vivienda (capítulo 3) y se comparó con la ocupación de otros triatominos del ensamble a ambos niveles (capítulo 6); para el área Pampa del Indio, se analizó la infestación para el período completo de análisis a nivel de sitio y de vivienda, y para la línea de base a nivel de sitio (capítulo 4 y 5), se comparó la ocupación con la de otros triatominos del ensamble a nivel de sitio y de vivienda (capítulo 6), y se evaluó la relación de la infestación con el ambiente que circunda a cada vivienda (capítulo 7).

Todos los registros incluyeron la identificación única de la unidad de análisis, la posición espacial en coordenadas planas UTM y la información entomológica

asociada a cada una: número de insectos por hora-hombre, categorizada por especie, estadio ninfal, y sexo en el caso de ejemplares adultos. Los análisis que incorporaron como variable la secuencia temporal de la información, incluyeron además la estación del año durante la cual se efectuó el registro (pre- o post-mortalidad invernal de los triatominos) y la ocurrencia de rociado con insecticidas piretroides en el período inmediato anterior al registro.

### 2.3.1 Modelos lineales espaciales

Los análisis estadísticos se basaron en la elaboración de modelos lineales para la variable infestación en su versión cualitativa como *ocupación*, o cuantitativa como *abundancia por unidad de esfuerzo* (en adelante referida como *abundancia*). Para la unidad de análisis a nivel de sitio, se estudió si la ocupación se asocia a características registradas del sitio: hábitat o ecotopo al que pertenece, disponibilidad de refugio para *T. infestans*, disponibilidad de animales hospedadores como fuente de alimentación, distancia a sitios vecinos y su estado de infestación. La variable *ocupación* admite sólo dos valores posibles, constituyéndose en una variable discreta de tipo binario. Para esta variable se realizaron regresiones logísticas en el tiempo considerando la distribución binomial como correcta descriptora de la *ocupación* y la función de enlace *logit*. Los resultados se componen de relaciones de probabilidades (Odds Ratio, OR) relativas a la incorporación de cada variable independiente en el modelo. Para abordar el análisis de la variable *abundancia* se estudió su distribución en relación al ajuste a las distribuciones discretas de Poisson, Binomial Negativa en caso de existir sobredispersión, y las correspondientes versiones de distribuciones combinadas que permiten modelar por separado los numerosos casos de la variable igual a cero (modelos inflados en ceros, “zero-inflated models”). En cada caso se seleccionó la distribución teórica que presentó un comportamiento más parecido a la variable original al simular valores al azar con los parámetros brindados por el ajuste.

La selección de los modelos más competitivos se basó en enfoques de inferencia multi-modelo y en selección según el Criterio de Información de Akaike (AIC) (Burnham y Anderson 2002). Este abordaje permite ordenar cuantitativamente los modelos y estimar la contribución relativa de cada variable (importancia relativa, IR) al ajuste del modelo dadas las variables y los modelos considerados. Se consideraron todos los modelos posibles de las variables predictivas y sus interacciones, y se calculó la verosimilitud relativa (es decir, AIC) de cada modelo como el cociente entre el logaritmo de la verosimilitud (“log-likelihood”) del modelo en cuestión dividido por la suma total de los logaritmos de la verosimilitud de todos los modelos considerados. Los modelos con una diferencia de Akaike ( $\Delta AIC$ )  $< 2$ , estimada como  $\Delta AICc = AICc - AICmin$  donde AICmin corresponde al AIC del mejor

modelo, serán utilizados para la estimación de un modelo promediado. La importancia relativa de cada variable independiente estará definida por la suma de los pesos de Akaike de cada modelo en el que la variable está incluida, con valores entre 0 y 1. Los OR e IR obtenidos para las variables independientes corresponden a los valores ajustados por los efectos de las demás variables independientes (factores de confusión) y estimados a partir del modelo promediado. Cuando los modelos a comparar estuvieron anidados se trabajó también bajo el enfoque de prueba de hipótesis, y se evaluó el resultado obtenido mediante los dos enfoques utilizados.

Se evaluó la potencial multicolinealidad entre las variables de todos los análisis a través del parámetro VIF (Variance Inflation Factor) y se verificó que las variables independientes incluidas en los modelos presentaran  $VIF < 2$ , lo que indica que no existe multicolinealidad entre las variables. Se utilizó la prueba de bondad de ajuste de Hosmer–Lemeshow para evaluar el ajuste global de los modelos logísticos, utilizando los coeficientes promediados y agrupando los datos en 10 grupos de igual tamaño, y se calculó el área bajo la curva característica operativa del receptor (ROC). Un valor de 1 en el área bajo dicha curva indica un ajuste perfecto. Todos los modelos y análisis de ajuste se implementaron en entorno R (R Core Team 2014, version 3.3.1), utilizando los paquetes nlme (Pinheiro et al. 2017), lme4 (Bates et al. 2015), MuMin (Barton 2013), geepack (Yan 2002), geeglm y glmmadmb (Fournier et al. 2012, Skaug et al. 2016).

### 2.3.2 Modelos lineales temporales

La relación entre la *abundancia* de triatominos y los factores determinantes de la infestación a lo largo del tiempo para cada vivienda fueron analizados mediante modelos lineales generalizados que contemplan la estructura de correlación temporal de las medidas repetidas tomadas sobre cada vivienda: ecuaciones estimadas generalizadas (*Generalized Estimating Equations*, GEE). GEE es una aproximación de valores marginales de múltiples individuos de cuasi-máxima verosimilitud, la que produce estimaciones insesgadas de los coeficientes de regresión más eficientemente que otros enfoques, teniendo en cuenta la posible correlación entre observaciones dentro de cada sujeto, i.e. vivienda (Zeger et al. 1988, Ballinger 2004). La variable dependiente consiste en conteos de individuos conceptualmente descriptos por una distribución de Poisson. Dado que el enfoque de GEE es de cuasi-máxima verosimilitud, no es necesario corregir la distribución de la variable por falta de ajuste a Poisson.

Las variables independientes consideradas no estuvieron disponibles para todas las evaluaciones entomológicas. El número de *animales hospedadores* fue utilizado para el área de trabajo de Amamá a nivel de vivienda, agrupando los animales del mismo tipo de todos los sitios de la vivienda cuando el dato fue tomado por sitio. Se construyó la variable *rociado en período previo*, que describe en forma

binaria a nivel de vivienda si algún rociado con insecticidas piretroides fue efectuado en el período inmediatamente previo a cada evaluación entomológica considerada. La *estación del año* en que la evaluación entomológica fue efectuada (primavera, de octubre a diciembre, y otoño, de mayo a junio) se incorporó como un factor fijo para evaluar diferencias estacionales de la abundancia de triatominos. Todas las posibles interacciones fueron consideradas. Los datos se restringieron a aquellas viviendas que fueron registradas durante la línea de base de cada sistema y que fueron monitoreadas durante el período completo de análisis. La correlación temporal fue estudiada mediante un modelo inicial de matriz de autocorrelación no estructurada, lo que permite estimar los coeficientes de correlación entre cada par de medidas tomadas sobre cada vivienda. De acuerdo con este resultado se decidió en cada caso qué tipo de matriz de autocorrelación adoptar para el modelo final.

En el caso del análisis temporal por GEE, la bondad de ajuste del modelo fue evaluada mediante estadísticos de Wald, que se construyen a partir de los parámetros estimados divididos por el error estándar más robusto estimado por el GEE (Quinn y Keough 2002), y permiten comparar modelos anidados. Adicionalmente se utilizó un criterio de información de cuasi-máxima verosimilitud (QIC, análogo al criterio de información de Akaike, AIC) para evaluar su desempeño relativo.

### 2.3.2 Otros análisis espaciales

La ocupación como patrón de puntos se estudió espacialmente con funciones espaciales K y L, implementadas en el paquete *spatstat* (versión 1.46-1, Baddeley et al. 2015) en lenguaje R. La dinámica de ocupación para *T. sordida* se estudió bajo un modelo de dinámica metapoblacional espacialmente explícito, basado en Hanski (1994) y programado en su totalidad en lenguaje R. La ocupación diferencial de las especies de triatominos respecto de las diferentes categorías de ecotopos y la existencia de colonias multiespecíficas se examinó mediante análisis de tablas de contingencia y estadísticos de distribución general  $\chi^2$  como las pruebas de McNemar, de Woolf y de Mantel-Cochran-Haenszel. Los análisis de patrones de puntos bivariados espacialmente explícitos se realizaron en Programita (2014, Wiegand y Moloney 2004, Jacquemyn et al 2010).

### 3. Análisis espacio-temporal de la ocupación y abundancia de *Triatoma garciabesi* en el Chaco seco

---

#### Resumen

El control de triatominos nativos que habitan ambientes silvestres y peridomésticos resulta un desafío debido a la conexión que mantienen estas poblaciones con las silvestres y el limitado efecto de los insecticidas en estructuras expuestas a la luz solar y a la lluvia. No ha sido evaluado el efecto que tiene el rociado con insecticidas piretroides de poder residual sobre especies silvestres y peridomésticas, cuando está dirigido al principal vector doméstico del cono Sur *Triatoma infestans* (Klug 1834). *Triatoma garciabesi* (Carcavallo, Martinez, Cichero, Prosen & Ronderos, 1967) es un vector secundario de *Trypanosoma cruzi* que habita el Chaco seco, y es miembro del complejo *Triatoma sordida* (Stål 1859). Poco se sabe de la capacidad que tiene *T. garciabesi* para invadir y establecer colonias viables en ambientes domésticos y peridomésticos, y en la respuesta de sus poblaciones al insecticida aplicado para el control de *T. infestans*. Mediante búsquedas manuales de esfuerzo estandarizado se evaluó la presencia y abundancia de triatominos cada 6-12 meses a lo largo de 10 años posteriores a un rociado masivo de las viviendas y con vigilancia entomológica y rociados selectivos sobre *T. infestans*, en Amamá, una localidad de Santiago del Estero en el Chaco seco argentino. *T. garciabesi* ocupó principalmente ecotopos asociados a gallinas y fue incapaz de colonizar los dormitorios de las personas. Los árboles donde las gallinas suben a dormir estuvieron presentes en casi todas las viviendas del área, y estuvieron infestados por esta especie en más del 25% de las ocasiones. La abundancia de la especie, considerando todos los sitios que componen la vivienda, estuvo adecuadamente explicada por un modelo lineal de ecuaciones estimadas generalizadas que incluyó los rociados con insecticida ocurridos selectivamente durante los 6 meses previos a cada evaluación entomológica (efecto negativo), la abundancia de gallinas (efecto positivo), el momento del año en que se realizaron las búsquedas (mayor abundancia previa a la mortalidad invernal), y todas sus interacciones. Los resultados sugieren que los rociados con insecticida dirigidos a *T. infestans* afectan la abundancia de *T. garciabesi* pero no la eliminan, y logran disminuir la probabilidad de infestación futura.

### 3.1 Introducción

Los triatominos fueron clasificados como una subfamilia de Reduviidae, en base a características morfológicas y de adaptaciones al hábito alimenticio hematófago. Actualmente existe numerosa evidencia de que se trataría en realidad de un grupo parafilético, donde la hematofagia habría surgido más de una vez en forma independiente en varios linajes. Debido a la relevancia epidemiológica de estos insectos como vectores de parásitos intracelulares del género *Trypanosoma* se ha considerado conveniente mantener la nomenclatura tradicional de la subfamilia Triatominae (Schofield y Galvão 2009). Sin embargo, se cree que la mayoría de las especies descritas dentro de la subfamilia Triatominae son en realidad morfoespecies. Esto podría deberse a fenómenos marcados de plasticidad fenotípica y a que muchas de ellas han sido descritas a partir de muy pocos individuos, lo que provoca que no se haya tenido en cuenta la variabilidad natural de las poblaciones muestreadas. Así, existen especies llamadas “hermanas”, “crípticas” o “isomórficas” que nuclea organismos pertenecientes a diferentes especies, a veces en distribuciones geográficas diferentes, pero que son en realidad muy similares morfológicamente, genéticamente o que pueden cruzarse entre sí (Bargues et al. 2010). Estas asociaciones se llamaron *complejos*, y también se definieron grupos a una escala de mayor detalle que se llamaron *subcomplejos* (ver Tabla 3, Schofield & Galvão 2009).

*T. garciabesi* (Carcavallo, Martines, Cichero, Prosen & Ronderos) fue incluida originalmente como miembro del complejo *infestans*, y subcomplejo *sordida*, a partir de la descripción de *T. sordida* (Stål), junto con *T. guasayana* (Wygodzinsky & Abalos) y *T. patagonica* (Del Ponte). Más tarde se la consideró sinónima de *T. sordida*, y recientemente se la revalidó como *T. garciabesi* teniendo en cuenta evidencias de tipo morfológica, de capacidad reproductiva, citogenética, ecológica y bioquímica (Jurberg et al. 1998). Estudios recientes han aportado nueva evidencia que apoya la hipótesis de diferenciación de nicho entre *T. sordida* de Brasil y *T. garciabesi* de Argentina, y la revalidación de *T. garciabesi* como una especie diferente caracterizada por una coloración más oscura y una cabeza más corta (Gurgel-Gonçalves et al. 2011).

Al menos tres especies de triatominos habitan en simpatría en la zona oeste de la región del Chaco seco: el principal vector de *T. cruzi*, *T. infestans* (Klug), ocupa estructuras domésticas y peridomésticas y sólo raramente ha sido encontrado en hábitats silvestres, mientras que *T. guasayana* y *T. garciabesi* usualmente habitan espacios peridomésticos y silvestres (Canale et al 2000, Vazquez-Prokopec 2005, 2008, Ceballos et al 2011). Existe poca evidencia de transmisión de *T. cruzi* a humanos por *T. guasayana* y *T. garciabesi*. Se cree que las poblaciones de estas



especies pueden actuar como puente entre los ciclos peridomésticos y silvestres (Cecere et al. 1999).

Estudios en un área definida del Chaco seco argentino registraron escasos ataques a humanos por *T. garciabesi* y tasas de infección por *T. cruzi* muy bajas (0.2%); en las heces de 1124 individuos adultos y de cuarto y quinto estadio ninfal examinados bajo microscopio óptico, se pudo determinar la infección por *T. cruzi* en sólo 5 individuos colectados entre 1993 y 2002 (Cecere et al. 1999, Cardinal et al. 2006, Marcet et al. 2006). Datos preliminares han asociado a *T. garciabesi* con la corteza rugosa de árboles del género *Prosopis* (Fabaceae) donde suelen empollar gallinas, con otras estructuras del peridomicilio ocupadas por gallinas (Canale et al. 2000), con nidos de aves frecuentes de las familias Furnariidae (horneros) y Psittacidae (cotorras), con corteza (de árboles) que se desprende parcialmente, en árboles y troncos caídos, y con madrigueras de roedores y otros mamíferos en hábitats silvestres (Carcavallo et al. 1988). Poco se sabe sobre la capacidad de *T. garciabesi* para invadir y establecer colonias viables en ambientes domésticos y peridomésticos, y no se ha investigado si el tamaño de la colonia se ve afectado por la disponibilidad de hospedadores (como ya se ha visto para otros triatominos, e.g. Villalobos et al. 2011), y si los rociados con insecticidas de poder residual dirigidos a *T. infestans* pueden afectar también la abundancia de *T. garciabesi* en ambientes peridomésticos.

### 3.1.1 Objetivos e hipótesis

Describir y analizar el patrón de infestación y abundancia relativa de *T. garciabesi* a lo largo de 10 años de registros, según los ecotopos de las viviendas rurales del Chaco seco argentino, sus características a nivel de sitio, y el efecto de las intervenciones de control con insecticidas.

#### Hipótesis 1

1. Los ecotopos peridomésticos que puede infestar *T. garciabesi* son aquellos similares a los ecotopos que ocupa en silvestría, que se asocian principalmente a aves.

#### Predicción

- a. La ocupación y abundancia estará concentrada en los ecotopos peridomésticos usados por aves de corral.

#### Hipótesis 2

2. Las poblaciones de triatominos silvestres secundarios no domiciliados, en particular *T. garciabesi*, habitan el peridomicilio de la vivienda rural, donde los insecticidas pierden su poder residual,

Predicción

- b. La abundancia de las colonias de *T. garciabesi* no disminuirá luego del rociado con insecticidas

## 3.2 Materiales y métodos

### 3.2.1 Área y diseño del estudio

El área de estudio comprende la localidad de Amamá, en el Departamento Moreno de la provincia de Santiago del Estero, descrita en el capítulo 2. Se efectuaron búsquedas de triatominos en todos los sitios domésticos y peridomésticos de las viviendas del área entre 1993 y 2002, excepto 2001. Las búsquedas se realizaron durante cada otoño y primavera entre 1995 y 1998, sólo en primavera en 1993, 1994 y 2002, y sólo durante el otoño en 1999 y 2000. Durante el otoño de 1994 la búsqueda se realizó sólo en las áreas de habitaciones de personas y no en los sitios del peridomicilio (ver figura 2.4, capítulo 2). Los métodos de búsqueda incluyeron la captura por unidad de esfuerzo (hora-hombre), y también capturas realizadas por los habitantes de las viviendas y denunciadas al personal de control vectorial, y por cajas sensores ubicadas en las paredes internas de las habitaciones, que se describen en otros trabajos (Gürtler et al. 1999, Cecere et al. 2004).

### 3.2.2 Relevamiento de datos entomológicos y de vivienda

Todos los triatominos colectados fueron identificados por especie y estadio. La relación entre la longitud del segundo y el primer segmento rostral fue el principal carácter utilizado para distinguir adultos de *T. guasayana* y *T. garciabesi*; el segundo segmento es dos veces más largo que el primero en *T. garciabesi* y *T. sordida*, y menos del doble de largo en *T. guasayana* (Canale et al 2000).

Sólo se dispone de la información de animales correspondientes a aves de corral (gallinas, gallos, patos, pavos) para 9 de las 13 evaluaciones realizadas durante el período completo (Cecere et al. 2002). Esta variable fue relevada mediante la pregunta directa al residente de la vivienda sobre cuántos animales de cada clase poseía, por lo que resulta imposible asociar las respuestas a lugares precisos de reposo nocturno en el domicilio y peridomicilio. Por eso se la consideró descriptora del hogar en su conjunto.

Se registró la fecha en la que cada sitio y vivienda fue rociado, lo que permitió reconstruir la ocurrencia de intervenciones con insecticida previas a las evaluaciones entomológicas. A partir de esta información se construyó la variable binaria “ocurrencia de al menos un evento de rociado durante los 6 meses previos a la evaluación entomológica”.

### 3.2.3 Análisis de datos

Sólo se consideraron las capturas de triatominos realizadas por el método hora-hombre, que representa un índice de abundancia relativa. Se evaluó la ocupación y abundancia de triatominos hallados según los ecotopos de la vivienda para el conjunto de las evaluaciones entomológicas ocurridas en el período completo (1993–2002). Dado que tanto la infestación como la abundancia de triatominos silvestres en las viviendas del área de estudio suelen ser bajas, fenómeno que podría verse exacerbado si existiera efecto de los insecticidas sobre estas especies, esta aproximación permite aprovechar los números de triatominos acumulados durante 10 años y evaluar si existe un patrón de ocupación diferencial por ecotopo a la luz del patrón emergente del período completo.

La ocupación y abundancia se estudió también a lo largo del período completo de 10 años, y se analizó su variación conjunta con variables potencialmente descriptoras de la presencia y abundancia relativa de *T. garciabesi* que podrían haber sufrido variaciones temporales. Para ello utilicé modelos lineales generalizados mixtos. Esta aproximación debió utilizar como unidad de análisis a la vivienda dada la imposibilidad de asegurar la identidad de los sitios peridomésticos a lo largo del período completo. Se consideraron las variables explicativas como factores fijos: *estación del año* en la que se realizó la evaluación entomológica, *disponibilidad de gallinas*, *rociado con insecticidas* ocurrido en los 6 meses previos a la evaluación entomológica, y todas sus interacciones posibles. El factor aleatorio *identidad de la vivienda*, evaluada repetidamente en cada visita y con características propias que se asumen menos variables entre tiempos sucesivos de la misma vivienda que con viviendas diferentes, se incorporó al análisis que privilegió una aproximación marginal (basada en el proceso temporal de cada vivienda) mediante ecuaciones estimadas generalizadas (GEE), ya explicado en el capítulo 2. Una limitación de este análisis es la dificultad de lidiar con datos faltantes: viviendas de las que no se tiene información para una determinada evaluación o viviendas que dejaron de existir o se fabricaron en diferentes momentos el período de estudio. Estas viviendas fueron excluidas del análisis, el que se basó en las mismas 61 viviendas de las que se dispone de información completa en 9 (de 13) evaluaciones entomológicas para las que también se disponía de la información de disponibilidad de aves de corral.

La disponibilidad de gallinas se categorizó en 0, 1–5, 6–20, >20 para dar cuenta de la falta de precisión en los números declarados por los pobladores, imprecisión que tiende a aumentar con números más grandes. Para la estacionalidad se tomó como nivel de referencia al otoño, y para el rociado ocurrido en los 6 meses previos se tomó la ocurrencia de rociado. Con estos niveles de referencia los

coeficientes de regresión representarían cambios a favor del aumento en el número de triatominos.

El ajuste del modelo se evaluó según criterios de información de cuasi-máxima verosimilitud QIC (análogo al AIC) y se consideró también el valor del estadístico de Wald, que se calcula a partir del valor de los parámetros estimados divididos por su error estándar más robusto estimado a partir del modelo GEE (Quinn & Keough, 2002). Cuando se comparó el ajuste de modelos anidados fue posible utilizar ambos enfoques. Se utilizó la plataforma R (R Core Team 2014, versión 3.1.1) y las funciones contenidas en los paquetes *geepack* y *geeglm* (Yan 2002, Yan y Fine 2004, Højsgaard et al. 2006).

La relación entre la presencia futura de triatominos (la probabilidad de sufrir una reinfestación) y la ocurrencia de rociados a nivel de vivienda fue puesta a prueba en una tabla de contingencia de tres vías. La información de las evaluaciones durante el período completo se clasificó según la aplicación de insecticidas entre los tiempos  $t$  y  $t+1$ , y por la presencia de triatominos a  $t+1$ , estratificando según la presencia de triatominos a tiempo  $t$ . Para este análisis no se utilizaron las viviendas donde ningún triatomo fuera registrado durante el período completo. El efecto del insecticida sobre la presencia futura de triatominos en la vivienda, ajustado por su presencia actual, se estudió mediante la prueba de Mantel-Cochran-Haenszel.

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Distribución de *T. garciabesi* por ecotopos

Se evaluaron 3756 sitios de 17 ecotopos diferentes, en 71 viviendas y 13 evaluaciones entre 1993 y 2002. Se hallaron e identificaron 1286 *T. garciabesi* por unidad de esfuerzo estandarizada hora-hombre (Tabla 3.1). Más del 89% de los individuos fueron colectados en los tres ecotopos asociados a gallinas. Los individuos hallados dentro de las habitaciones de las personas y en estructuras peridomésticas sin animales permanentes (cocinas, letrinas, hornos de barro) representaron menos del 1% a pesar de abarcar el 37.4% de los sitios evaluados. Sólo un individuo adulto de *T. garciabesi* fue hallado en una habitación humana de las 788 evaluadas. El número de viviendas revisadas para triatominos en cada evaluación varió ligeramente (media = 57, desvío estándar = 5) debido a la construcción y destrucción de viviendas, y a la ausencia de los pobladores durante las visitas.

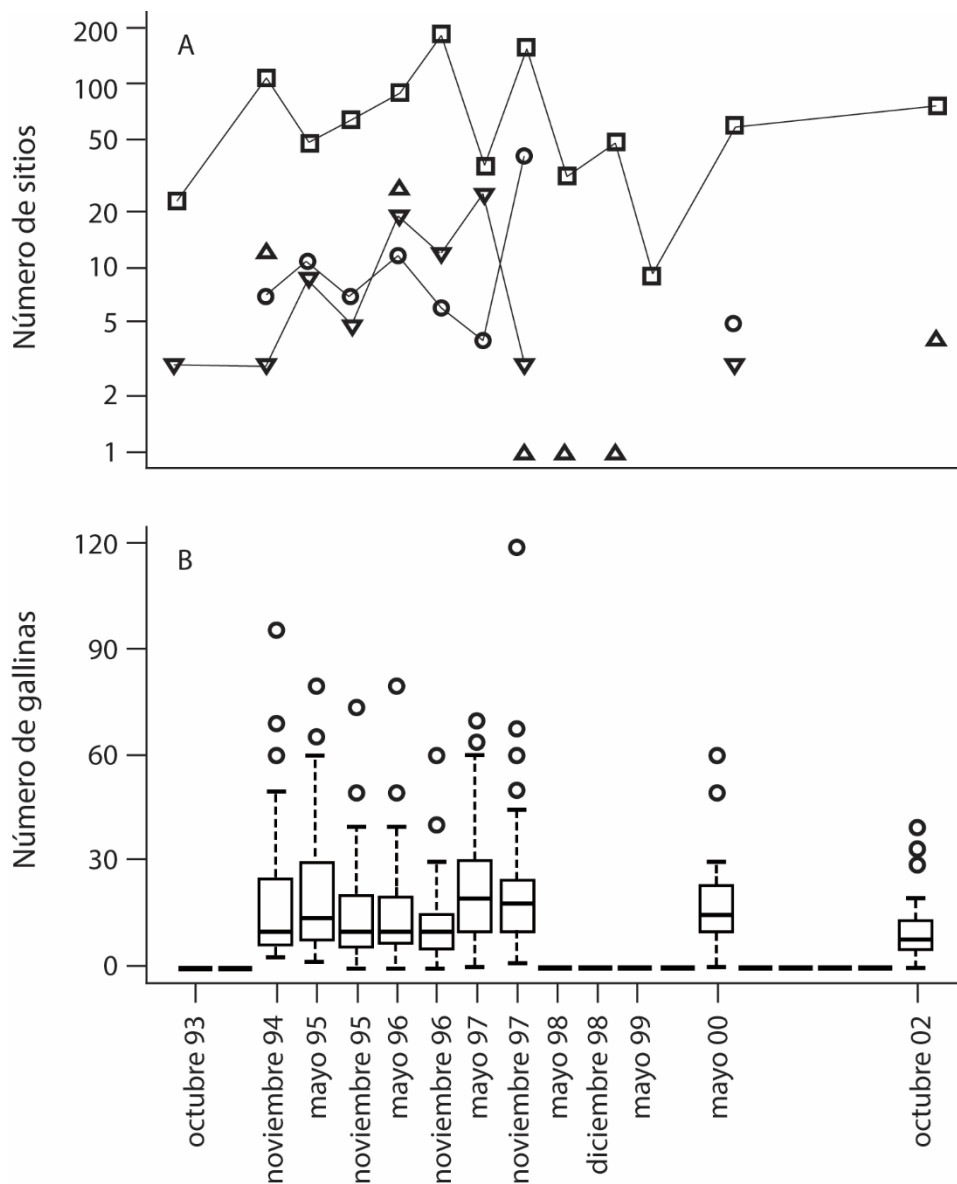
Los árboles de gallinas sufrieron una gran variación en el tiempo (Fig. 3.1 A). Debido a las incertezas asociadas con la variable de conteo (que se supone menos precisa a medida que aumenta su valor), el número de gallinas fue categorizado en sus rangos intercuartílicos para el modelo de GEE (Fig. 3.1 B).

**Tabla 3.1** Infestación por *T. garciabesi* en Amamá, Santiago del Estero, período completo

<b>Ecotopos</b>	Sitios evaluados	Sitios positivos (%)	Insectos colectados	Insectos / evaluación: media (SD)	Sitios colonizados (%)	Máxima ocurrencia (%) <sup>a</sup>
Árbol con gallinas	745	202 (27.1)	928	71 (52)	134 (18.0)	93.8
Árbol sin gallinas	156	23 (14.7)	93	7.2 (10.7)	22 (14.1)	53.8
Nido de gallinas	82	16 (19.5)	82	3.5 (7.6)	11 (13.4)	32.3
Gallinero	133	6 (4.5)	45	6.3 (7.9)	4 (3.0)	40.0
Chiquero de cerdos	419	18 (4.3)	44	3.4 (4.4)	12 (2.9)	73.8
Corral de cabras y ovejas	308	13 (4.2)	40	3.1 (6.5)	9 (2.9)	45.3
Corral de caballos o vacas	102	4 (3.9)	10	0.8 (1.5)	4 (3.9)	16.9
Material apilado	146	9 (6.2)	19	1.5 (3.2)	7 (4.8)	53.8
Otros	24	2 (8.3)	8	0.6 (1.7)	2 (8.3)	15.4
Depósito	238	4 (1.7)	6	0.5 (1.0)	3 (1.3)	50.8
Baja importancia <sup>b</sup>	615	6 (1.0)	10	0.1 (0.6)	4 (0.7)	100.0
Habitaciones de personas	788	1 (0.1)	1	0.1 (0.3)	0	100.0
Total	3756	304 (8.1)	1286	197.5 (140.0)	212 (5.6)	

<sup>a</sup> mide cuán habitual es cada ecotopo según las 13 evaluaciones en todas las viviendas

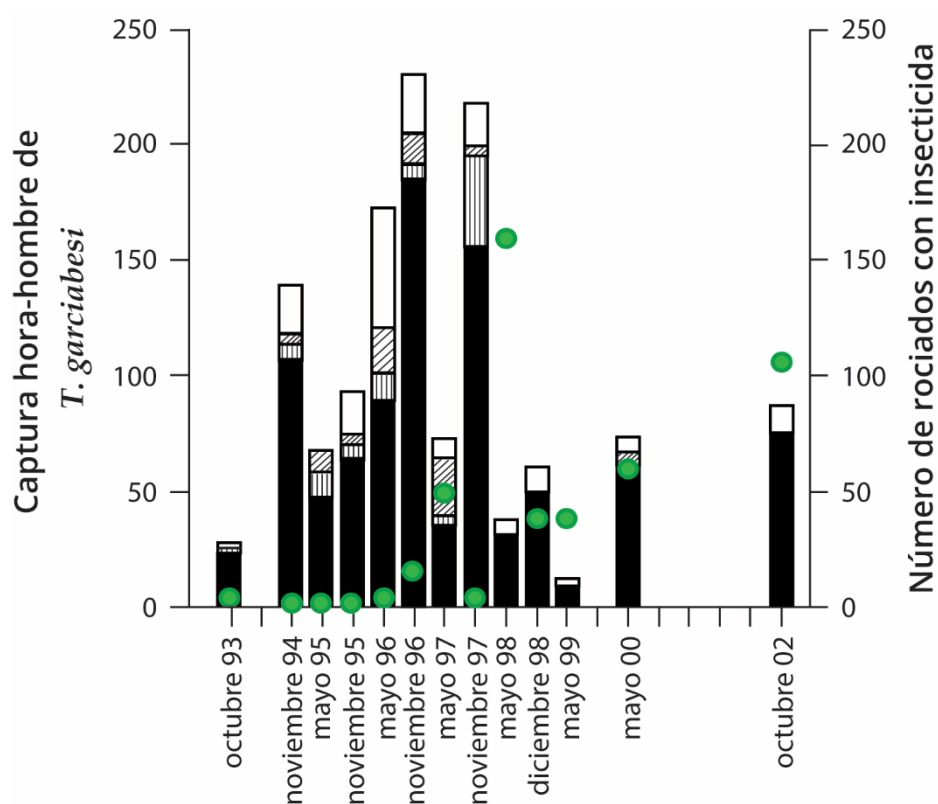
<sup>b</sup> ecotopos de baja importancia para *T. garciabesi*: letrinas, cocinas, cercos de madera, hornos de barro y ramadas.



**Figura 3.1** Descripción del número de sitios y animales hospedadores en las viviendas a lo largo del período. **A** Variación temporal en el número de sitios de cada ecotopo asociado al uso por aves de corral: círculos: árboles sin gallinas, cuadrados: árboles con gallinas, triángulo hacia abajo: nidos, triángulo hacia arriba: gallineros. **B** Diagrama de caja y bigotes (i.e., “boxplot”) del número de aves de corral (mayormente gallinas) por vivienda a lo largo de la serie temporal. Puede observarse el registro de esta información en 9 de 13 evaluaciones entomológicas.

Las áreas peridomésticas de las viviendas fueron heterogéneas entre sí tanto para el tipo como el número de sitios que incluyeron. En total, 202 árboles con gallinas estuvieron infestados (27.1% de los 745 árboles evaluados) y presentaron 928 individuos de *T. garciabesi* (Tabla 3.1). La mayoría de las viviendas (93.8%)

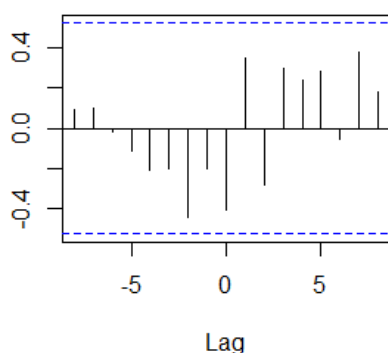
tuvieron por lo menos un árbol con gallinas a 10–31 m de las habitaciones de las personas. La prevalencia de infestación y el total de capturas de triatominos fueron similares en promedio en árboles sin gallinas (14.7%, 93 insectos) y en nidos de gallinas (19.5%, 82 insectos) a lo largo del tiempo. La mitad de las viviendas tuvieron al menos un árbol sin gallinas que previamente había cumplido esta función. Sólo 32.3% de las viviendas tuvieron nidos de gallinas. Más del 10% de los sitios de cada ecotopo principal (árboles con gallinas, árboles sin gallinas, nidos de gallinas) fueron colonizados por *T. garciabesi*. El resto de los ecotopos (cercos de madera, cobertizo de ramas (i.e., “ramadas”), cocinas que no compartieron el techo con las habitaciones de las personas, hornos de barro y letrinas), representaron hábitats menos importantes para *T. garciabesi* por varias razones: tanto la infestación como la ocurrencia de insectos fue infrecuente, la infestación sólo incluyó individuos adultos, la abundancia total de insectos fue muy baja y las colonias no persistieron en el tiempo. La frecuencia de sitios infestados y colonias de *T. garciabesi* variaron entre ecotopos de forma significativa ( $\chi^2 = 418.66$  y  $254.84$ , respectivamente;  $df = 4$ ;  $p < 0.0001$ ). *T. garciabesi* no fue encontrado en las cajas sensores de las habitaciones de las personas, y sólo cinco adultos fueron capturados por los pobladores.



**Figura 3.2** Captura total de *Triatoma garciabesi* (barras) y número de rociados a nivel de sitio durante los 6 meses previos (círculos verdes). En las barras, las capturas ocurridas en árboles con gallinas se ven en negro, en árboles sin gallinas con líneas verticales, y en nidos con líneas diagonales.

### 3.3.2 Variaciones temporales en factores que afectan la abundancia de triatominos

La captura total de *T. garciabesi* en los ecotopos principales mostró valores altos y bajos a través de los 10 años del estudio (Fig. 3.2). Las fluctuaciones temporales en la abundancia total correlacionaron con la abundancia de triatominos en árboles con gallinas ( $r^2=0,97$ ,  $p < 0,001$ ). En los tres primeros años de la serie temporal (octubre 1993 – mayo 1996) sólo siete viviendas fueron rociadas con piretroides durante el semestre anterior. Las viviendas fueron luego rociadas con insecticidas en 463 ocasiones (Fig. 3.2). Los picos de abundancia de *T. garciabesi* estuvieron inversamente relacionados con el total de aplicaciones de insecticida durante el semestre previo a cada inspección (Fig 3.3). Las ocasiones que muestran una frecuencia extremadamente alta de rociados con piretroides coinciden con valores extremadamente bajos de abundancia de *T. garciabesi*.



**Figura 3.3** Correlación cruzada entre la captura total de *T. garciabesi* por hora-hombre y el número total de rociados con insecticida ocurridos durante el semestre previo a la evaluación. Se muestra la función de autocorrelación para diferentes retrasos (*lag*) temporales. Las líneas punteadas señalan valores entre 0,5 y -0,5.

La futura presencia de *T. garciabesi* (a  $t+1$ ) estuvo significativa e inversamente asociada con la aplicación local de insecticida (entre el tiempo  $t$  y  $t+1$ ) luego de controlar por la presencia actual (a tiempo  $t$ ) de *T. garciabesi* a nivel de la vivienda (Tabla 3.2; Mantel-Haenszel test,  $\chi^2 = 6,87$   $df = 1$   $p < 0,01$ ; OR = 0,55 IC<sub>95%</sub> 0,35 – 0,87). En viviendas no infestadas con *T. garciabesi* a tiempo  $t$ , las probabilidades relativas de infestación futura fueron reducidas significativamente por aplicaciones de insecticidas dirigidas a *T. infestans* (OR = 0,51 IC<sub>95%</sub> 0,28 – 0,94), mientras que en viviendas con presencia de *T. garciabesi*, las probabilidades relativas de infestación futura fueron menos afectadas (OR = 0,61 IC<sub>95%</sub> 0,32 – 1,19).



**Tabla 3.2** Relación entre la aplicación de insecticida en el tiempo actual  $t$  a  $t+1$  y la infestación futura con *T. garciabesi* (a tiempo  $t+1$ ), controlando por la infestación actual con esta especie (a tiempo  $t$ ), para 638 pares de tiempos consecutivos a lo largo de 10 años.

<i>T. garciabesi</i> ( $t$ )	Rociado con insecticida	<i>T. garciabesi</i> ( $t+1$ ) Presencia	<i>T. garciabesi</i> ( $t+1$ ) Ausencia	Total
Presencia	Sí	18	30	48
Presencia	No	84	86	170
Ausencia	Sí	15	61	76
Ausencia	No	112	232	344
Total		229	409	638

### 3.3.3 Efectos de disponibilidad de animales hospedadores, aplicación de insecticidas y estacionalidad

La mejor descripción de la captura total de individuos de *T. garciabesi* por vivienda en 9 evaluaciones entre octubre de 1993 y 2002 fue la de un modelo saturado que incluyó las tres variables explicativas y sus interacciones. Los coeficientes de regresión, sus errores estándar, los estadísticos del test de Wald y los correspondientes valores de probabilidad se muestran en la Tabla 3.3. El modelo saturado fue marginalmente significativo ( $p = 0,047$ ); sin embargo, todos los modelos reducidos sin las interacciones triples tuvieron un ajuste bajo.

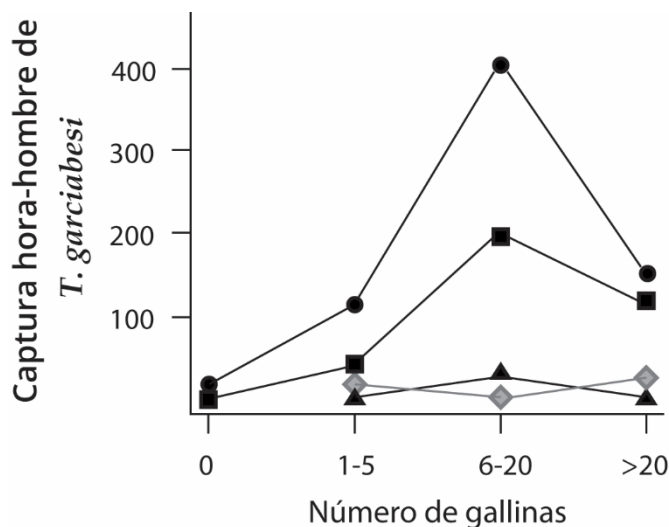
**Tabla 3.3** Análisis de regresión GEE para la captura total de *T. garciabesi*. Los niveles de referencia elegidos para cada factor fijo binario corresponden a los que se presuponen de menor abundancia para la especie (rociado con insecticida, estación otoño).

Efectos	Estimación	EE	Wald	p
Ordenada al origen	0,095	0,46	0,04	0,837
Gallinas disponibles	0,345	0,21	2,70	0,100
Rociado: No	2,792	1,41	3,92	0,048*
Estación: primavera	0,722	0,57	1,62	0,203
Gallinas * Insecticida	-1,613	0,60	7,31	0,007**
Gallinas * Estación	-0,182	0,26	0,49	0,485
Insecticida * Estación	-1,890	1,63	1,35	0,246
Gallinas * Insecticida * Estación	1,395	0,70	3,99	0,046*

Niveles de significancia: '\*\*' 0,01 '\*' 0,05

Las viviendas con el menor número de gallinas que fueron rociadas con piretroides durante el semestre anterior y fueron evaluadas durante el otoño, tuvieron significativamente menor abundancia de *T. garciabesi* que las viviendas con más de seis gallinas que no fueron rociadas en el semestre anterior y que fueron

inspeccionadas durante la primavera. Cuando fue explorada la interacción triple, hubo una tendencia hacia menor captura de triatominos cuando la vivienda había sido previamente rociada con insecticidas, y en inspecciones de otoño por sobre las de primavera (Fig. 3.4)



**Figura 3.4** Captura total de *Triatoma garciabesi* según la disponibilidad de gallinas por vivienda para 9 evaluaciones (402 datos). En círculos: viviendas no rociadas durante el semestre previo y evaluadas durante el otoño (n = 152), en cuadrados, evaluadas durante la primavera (n = 219). Viviendas rociadas en otoño (n = 24) en triángulos, y en primavera (n = 7) en diamantes grises.

### 3.4 Discusión

Este análisis muestra que la abundancia de *T. garciabesi* en el peridomicilio fue modificada significativamente por la interacción entre la estación del año (primavera contra otoño), la abundancia de gallinas (en forma positiva), y la aplicación selectiva de insecticidas contra *T. infestans* en las estructuras del peridomicilio (en forma negativa). La infestación por *T. garciabesi* estuvo restringida a los ecotopos del peridomicilio, en particular a aquellos ocupados por gallinas, en concordancia con resultados previos basados en 5 evaluaciones entomológicas en Amamá y otros cuatro poblados rurales a lo largo de 2 años (Canale et al. 2000).

Los árboles con gallinas fueron el ecotopo peridoméstico clave para *T. garciabesi*. La máxima prevalencia de infestación y abundancia de triatominos así como el máximo número y persistencia de colonias fueron encontradas en árboles donde las gallinas perchan y descansan de noche, seguido por los nidos de gallinas y los árboles que cumplieron previamente la función de árboles de gallinas. Otros ecotopos albergaron infestaciones menores, colonias transitorias o sólo individuos adultos, y por lo tanto tuvieron una relevancia marginal. Los árboles con gallinas fueron el hábitat más importante porque aparentemente combinan las mejores condiciones de ocupación y productividad de *T. garciabesi*: materiales y estructuras muy similares a los que se encuentran en los ecotopos silvestres (Gajate et al. 1996) y disponibilidad de hospedadores (Gürtler et al. 2014). Los árboles infestados pero no ocupados por gallinas al momento de la evaluación entomológica mostraron

fluctuaciones en la disponibilidad de hospedadores a lo largo del tiempo, y la persistencia de las colonias de triatomíneos a pesar de períodos de ausencia de animales hospedadores, evidenciando su capacidad para soportar periodos sin alimentación sobre el hospedador local. En contraste, los nidos de gallinas usualmente tuvieron muchos animales hospedadores pero los materiales y estructuras difieren sustancialmente de las cortezas donde *T. garciabesi* es usualmente encontrada en hábitats silvestres.

Casi todos los peridomicilios tuvieron siempre al menos un árbol donde subieron a dormir gallinas. Además, la abundancia de *T. garciabesi* estuvo asociada positivamente con la abundancia de gallinas por vivienda. En coincidencia con estos resultados, la presencia de *Triatoma maculata* estuvo positivamente relacionada con el número de nidos de gallinas en Venezuela (Sanchez-Martin et al. 2006), y lo mismo se observó para *T. infestans* domiciliados en el norte de Argentina (Cecere et al. 1997). Las inspecciones en 1996 y 1997 mostraron las densidades más altas de *T. garciabesi*, que coincidieron exactamente con los años en los que el INTA distribuyó gallinas entre todos los propietarios del área de estudio en el marco de un programa de seguridad alimentaria. La mediana de la abundancia de gallinas alcanzó un pico durante esos años, y luego retornó a un valor de equilibrio. Otro factor que probablemente contribuyó a una mayor abundancia de *T. garciabesi* durante 1996 y 1997 fue la ausencia de aplicaciones de insecticidas luego de la última campaña de rociado a nivel de toda la comunidad en 1992.

Los dormitorios humanos fueron raramente invadidos y no pudieron ser colonizados por *T. garciabesi* durante los 10 años del estudio a pesar de la continua pérdida de hábitats naturales por deforestación y otros cambios de uso de la tierra, y la ausencia de *T. infestans* domiciliadas en el área. Estos resultados son coherentes con observaciones previas (Wisniveski-Colli et al. 1993) que no registraron *T. garciabesi* en 43 dormitorios en Amamá y parajes aledaños entre 1982 y 1990. La infección por *T. cruzi*, teniendo en cuenta todos los ejemplares estudiados durante el período en estudio, enumeró un total de 5 (0,42%) individuos infectados entre 1194 analizados (Cecere et al. 1999, Cardinal et al. 2006, Marcet et al. 2006). Por lo tanto, *T. garciabesi* parece incapaz de reemplazar a *T. infestans* en los domicilios del área de estudio, y tendría a lo sumo un rol marginal en los ciclos de transmisión peridoméstica de *T. cruzi* dada su alta asociación con gallinas, refractarias a la infección.

La principal limitación de este estudio es el uso de la captura por unidad estandarizada de esfuerzo como índice de abundancia relativa, que asume que la detección de los triatomíneos es perfecta (Abad-Franch et al. 2014). Sin embargo, las capturas manuales no son capaces de detectar todos los triatomíneos presentes. El hallazgo de cada insecto podría considerarse el resultado de un evento de búsqueda

con una probabilidad dada por varios factores: i) la estructura en la que se lo está buscando, para distinguir aquellas que pueden desarmarse y examinarse completamente, de las que disponen de refugios totalmente inaccesibles para el evaluador. Es en este tipo de estructuras donde la utilización del aerosol desalojante resulta fundamental para forzar el movimiento de los insectos y aumentar las probabilidades de avistamiento y captura para el evaluador, ii) la densidad, ya que a mayor abundancia de individuos en una colonia se espera que sea más probable el avistamiento y captura de al menos uno por el evaluador, y iii) las condiciones meteorológicas determinan la tendencia a moverse de los triatominos. Las bajas temperaturas anulan la posibilidad de movimiento de los insectos, y según el grado de desarrollo de la estructura que habiten, este factor sería amortiguado en diferente grado (Vazquez-Prokopec et al. 2002). La variación diaria y también la estacional juegan un papel fundamental en este punto.

La estacionalidad afecta la probabilidad de captura de los triatominos porque las bajas temperaturas disminuyen su actividad, en especial en ciertos hábitats con estructuras y materiales de construcción que son intrínsecamente más difíciles de inspeccionar (e.g., techos de pasto y palma, paredes con grietas), y en donde las capturas dependen mayormente de la movilidad de los insectos en respuesta a los aerosoles desalojantes. Las variaciones estacionales de temperatura afectan a los diferentes ecotopos de diversas maneras: cuanto más modificado sea el sitio, más amortiguadas resultan las variaciones en la temperatura (Vázquez-Prokopec et al. 2002). En este estudio, los ecotopos usualmente ocupados por *T. garciabesi* fueron poco o nada modificados en relación con los hábitats silvestres (i.e., árboles, nidos sin techo), y estuvieron expuestos a las variaciones estacionales y diarias de las condiciones climáticas. La probabilidad de detección en el exterior podría estar sustancialmente reducida a medida que avanza el otoño, y también la abundancia de triatominos, que tienden a presentar un pico durante primavera, ya observado por ejemplo en *T. guasayana* (Vazquez-Prokopec et al. 2005, 2008). Sin embargo, la captura de *T. garciabesi* predicha por el modelo GEE se mostró menor para las evaluaciones entomológicas realizadas durante la primavera que durante el otoño, compatible con una elevada mortalidad invernal. Todas las búsquedas de triatominos fueron igualmente exhaustivas en ecotopos ocupados casi exclusivamente por *T. garciabesi* como en aquellos en donde fue más típica la presencia de *T. infestans*.

El análisis de datos correlacionados bajo un enfoque de promedios poblacionales, y no basado en los casos individuales (como es el GEE), tiene limitaciones y fortalezas. La información faltante sobre la disponibilidad de hospedadores en 4 de las 13 evaluaciones restringió el análisis a un subconjunto dentro de la serie temporal de 10 años, y determinó que algunos eventos de inspección no estuvieran igualmente distanciados en la secuencia temporal. Aunque

la matriz de correlación autorregresiva de primer orden que fue especificada en el modelo asume igual espaciamiento entre medidas repetidas, el método de GEE es robusto a inespecificidades en la relación inicial dentro de las medidas repetidas de cada sujeto (Liang y Zeger 1986). Las estimaciones del GEE pueden acomodar la falta de datos sólo si esos datos están distribuidos completamente al azar (Zorn 2001). Todos los datos faltantes en la serie temporal de *T. garciabesi* fueron probablemente generados al azar, y respetan un patrón de pérdida de datos al azar. A pesar de estas limitaciones, la versatilidad del GEE para el análisis de información longitudinal es valiosa ya que permite tratar datos que no siguen una distribución normal y que están correlacionados por medidas repetidas dentro de cada sujeto (Ballinger et al. 2004). Este enfoque es superior del uso de modelos lineales generalizados mixtos donde no se considera que la autocorrelación entre sujetos depende del tiempo que transcurre entre mediciones sucesivas.

Otra limitación del enfoque con GEE es que su unidad de análisis fue la vivienda, a pesar de que los procesos de infestación y reinfestación suceden a un nivel de mayor detalle (los sitios de las viviendas) que son más difíciles de seguir en el tiempo en estudios de gran extensión como este caso. Por último, el correcto registro del tipo y número de animales de cada vivienda y su asignación a los sitios del domicilio y peridomicilio, es difícil no sólo por el esfuerzo que requiere a lo largo del tiempo, sino por los motivos ya descritos en el capítulo 3: el número de animales varía con mayor frecuencia que nuestro registro semestral o anual, no siempre es clara la asignación a los sitios nocturnos de reposo, y los números altos tienden a ser informados como variables discretas (e.g., un poblador que posee 23 cerdos probablemente responda que posee 20), lo que genera un aumento de la incerteza.

A pesar de la baja efectividad de los insecticidas piretroides en sitios peridomésticos (Gürtler et al. 2004, Cecere et al. 2013), *T. garciabesi* fue afectada negativamente por rociados dirigidos a sitios y viviendas con *T. infestans*, e incluso redujeron la probabilidad futura de infestación con *T. garciabesi*: la infestación fue infrecuente en viviendas rociadas durante los últimos 6 meses. Hallazgos similares se registraron para la especie *Rhodnius ecuadoriensis* que se vio afectada por rociados con insecticida dirigidos a mosquitos del género *Aedes* (Grijalva et al. 2010), y *T. sordida* (como única especie blanco) que fue controlada en el peridomicilio con una aplicación anual de insecticidas piretroides (Diotaiuti et al. 1998).

Vazquez-Prokopec y colaboradores (2005) sugirieron que la reinfestación por *T. guasayana* en Amamá se originó a partir de individuos adultos provenientes de colonias silvestres que alcanzaron las viviendas rurales por eventos de dispersión por vuelo, muy frecuentes en esta especie, y no por focos peridomésticos residuales que hayan sobrevivido a la aplicación de insecticidas. En cambio, *T. garciabesi* no es frecuente en capturas hechas por los pobladores en el espacio de la vivienda ni

por trampas de luz (Wisniveski-Colli et al. 1993, Gürtler et al. 1999), lo que sugiere que la reinfestación del peridomicilio en este caso se originaría por focos residuales que sobreviven a las aplicaciones de insecticidas, sobre todo al considerar que los principales ecotopos ocupados por esta especie son árboles que sólo se rocían hasta donde da el alcance de la aspersora manual en altura, unos 2,5 m, dejando una gran superficie de corteza en altura sin rociar.

Otras probables fuentes de insectos reinfestantes podrían ser las áreas silvestres vecinas (sometidas a una intensa deforestación durante el período en estudio) y focos peridomiciliarios no detectados o no rociados por tratarse de una especie de muy bajo riesgo sanitario. El patrón de infestación detectado para *T. garciabesi* es similar al ya observado para *T. pallidipennis* y *T. barberi* en México luego de un rociado masivo, y donde los focos peridomésticos detectados luego de la intervención serían todos residuales (Ramsey et al. 2003). Como ya fuera establecido para *T. infestans*, los hábitats peridomésticos serían los responsables de cumplir las funciones de sitios de origen y principales fuentes de insectos reinfestantes (Cecere et al. 1997, 2004).

Estos resultados sugieren que las aplicaciones de insecticida dirigidas a otra especie afectan la abundancia relativa de *T. garciabesi* y reducen la probabilidad de infestación futura. Siguiendo los lineamientos propuestos como próximos pasos para el control de insectos vectores en áreas de vivienda, que indican la necesidad de mantener el peridomicilio libre de transmisión de *T. cruzi* (Guhl et al. 2009), estos resultados muestran que los procedimientos de rociado con insecticida aplicados en las viviendas rurales del área de estudio lograron disminuir significativamente la presencia y abundancia de triatominos vectores secundarios en el peridomicilio, pero no lograron eliminarlos.

#### 4. Análisis espacio-temporal de la ocupación y abundancia de *Triatoma sordida*

---

##### Resumen

El control de triatominos nativos que habitan ambientes silvestres y peridomésticos resulta un desafío debido a la conexión que mantienen estas poblaciones con las silvestres y el limitado efecto de los insecticidas en estructuras peridomésticas. El efecto que tiene el rociado con insecticidas de poder residual, dirigido al principal vector doméstico del cono sur *Triatoma infestans* (Klug 1834), no ha sido evaluado sobre especies silvestres que son halladas en el peridomicilio y podrían colonizar el domicilio. *Triatoma sordida* (Stål) (Hemiptera: Reduviidae) es un vector secundario de *T. cruzi* con un rango geográfico que se extiende desde el centro de Argentina, Bolivia, Paraguay hasta el noreste de Brasil. Principalmente asociado a árboles con nidos de aves, huecos en los árboles, debajo de corteza, palmeras, bromeliáceas, madrigueras de pequeños mamíferos, y nidos de gallinas y gallineros en el peridomicilio de la vivienda rural, su estatus taxonómico no está resuelto. Poco se sabe sobre la capacidad de *T. sordida* para colonizar los dormitorios de las personas (como ocurre en Brasil) y el efecto de los rociados con insecticida dirigidos a *T. infestans*. Mediante búsquedas manuales de esfuerzo estandarizado se evaluó la presencia y abundancia de triatominos antes de una intervención masiva de control vectorial y cada 3-4 meses a lo largo de los 3 años posteriores con vigilancia entomológica y rociados selectivos dirigidos a infestaciones de *T. infestans*, en Pampa del Indio, una localidad de Chaco en el Chaco húmedo argentino. *T. sordida* ocupó principalmente ecotopos asociados a gallinas (nideros y árboles), y muy raramente invadió los dormitorios de las personas (0,12%). Los corrales de cabras y ovejas, los chiqueros de chanchos, los corrales con gallinas y los depósitos de maíz ('trojas') fueron ecotopos secundarios. Los rociados con insecticidas de poder residual de los sitios infestados disminuyeron la probabilidad de infestación futura, y a nivel de las viviendas la abundancia predicha disminuyó a menos de la mitad. Los resultados sugieren que los rociados con insecticida dirigidos a *T. infestans* afectan la abundancia de *T. sordida* aunque no la eliminan del peridomicilio.

## 4.1 Introducción

*Triatoma sordida* (Stål) (Hemiptera: Reduviidae) es un vector secundario de *T. cruzi* con un rango geográfico que se extiende desde el centro de Argentina, Bolivia, Paraguay hasta el noreste de Brasil (Carcavallo et al. 1988, Gurgel-Gonçalves et al. 2012). Originalmente endémico de las sabanas del centro de Brasil, la región del “Cerrado”, se ha expandido a través de la región del Gran Chaco hasta el centro de Argentina (Forattini 1980). Frecuentemente es hallado en árboles asociados a nidos de aves, huecos en los árboles, debajo de corteza parcialmente desprendida, palmeras, bromeliáceas, madrigueras de pequeños mamíferos (Lent y Wygodzinsky 1979), nidos de gallinas y gallineros en el peridomicilio de las viviendas rurales (Diotaiuti et al. 1994), y dentro de las habitaciones de las personas en Paraguay (Rojas de Arias et al. 2012, Sánchez et al. 2016), Bolivia (Noireau et al. 1995), y Brasil (Rocha e Silva et al. 1977, Falavigna Guilherme et al. 2001, Gurgel-Gonçalves et al. 2010, Maeda et al. 2012), donde ameritó que se la considerara la especie más importante de los vectores secundarios (Schofield y Dias 1999, Tartarotti et al. 2004). Relevamientos entomológicos en las provincias de Corrientes y Chaco hallaron colonias de *T. sordida* tanto en ambientes silvestres como peridomésticos con elevada frecuencia (e.g., Damborsky et al. 2001, Bar et al. 2002, Alvarado-Otegui et al. 2012), mientras que sólo raramente se hallaron individuos dentro de las habitaciones de las personas, siendo en su mayoría insectos adultos (Gurevitz et al. 2011, Macchiaverna et al. 2015). *T. sordida* se alimentaría de una gran variedad de mamíferos y aves (Rabinovich et al. 2011), sin demostrar preferencias (Crocco y Catalá 1997).

El estatus taxonómico de *T. sordida* en el Gran Chaco ha sufrido numerosas modificaciones desde su descripción como un complejo de especies hermanas: *T. sordida*, *T. garciabesi*, *T. guasayana* y *T. patagonica* (Usinger et al. 1966, Lent & Wygodzinsky 1979). Las diferencias entre ellas fueron revalidadas (Gorla et al. 1993, García et al. 1995, Noireau et al. 1999), pero las poblaciones bajo la identificación de *T. sordida* mantuvieron diferencias según su lugar de origen. Fuera de la región del Cerrado se distinguió un grupo consistente con una nueva especie que pudo haber surgido por especiación críptica: individuos morfológicamente similares pero que no pueden reproducirse entre ellos (Noireau et al. 1999). Estudios recientes utilizando marcadores cromosómicos hallaron que *T. sordida* incluye al menos dos especies o subespecies hermanas (Panzera et al. 2015). *Triatoma sordida sensu stricto* constituye el grupo más expandido en el rango geográfico de la especie, y presenta diferencias genéticas respecto a los individuos colectados en el norte de Argentina (Chaco, Formosa, Santiago del Estero y Corrientes), Paraguay y Bolivia (Cochabamba), según análisis isoenzimáticos y características de los cromosomas. Este nuevo grupo se consideró compatible con una nueva especie o, al menos, taxón



cromosómico, y se lo designó *Triatoma sordida Argentina* (Panzera et al. 1997, 2015, Gonzalez-Britez et al. 2014). Los taxa descriptos presentan aparentemente diferencias ecológicas vinculadas a su capacidad vectorial: *T. sordida sensu stricto* fue frecuentemente hallado en habitaciones de personas, estructuras peridomésticas y hábitats silvestres en Bolivia, Paraguay y Brasil, mientras que *T. sordida Argentina* se sospecha que se halla restringido a ambientes silvestres y de peridomicilio destinados a gallinas. La dinámica poblacional de *T. sordida Argentina* y su posible rol como vector secundario de *T. cruzi* son aún desconocidos. Poco se sabe aún sobre los factores que determinan la presencia de *T. sordida* a nivel general de ecotopo y de sitio puntual o parche: si su presencia y abundancia pueden verse afectadas por el tipo y número de hospedadores, la disponibilidad de refugio y la configuración espacial de los hábitats adecuados para su desarrollo (peridomésticos y silvestres).

Como parte de un programa de investigación de largo plazo sobre la eco-epidemiología y control de la Enfermedad de Chagas en áreas rurales del Chaco húmedo argentino, se realizó un estudio transversal (septiembre-diciembre 2007) y longitudinal (2008-2010) sobre la infestación en las viviendas por triatominos silvestres para identificar los hábitats domésticos y peridomésticos clave para *T. sordida*. En este capítulo realizo el análisis de la ocupación de los diferentes hábitats de la vivienda rural en el chaco húmedo por *T. sordida* en la etapa previa a la intervención masiva del sistema (2007), y durante los 3 primeros años de vigilancia entomológica (2008-2010). Debido a que la última intervención masiva contra triatominos dirigida a *T. infestans* ocurrió 10-11 años antes, este largo periodo habría permitido que las poblaciones de triatominos se expandieran y ocuparan cuanto les es posible ocupar, y por lo tanto, la ocupación observada en la etapa pre-intervención representaría la ocupación máxima que puede tener *T. sordida* en los ambientes que ofrecen las viviendas rurales del Chaco húmedo argentino. La etapa de vigilancia entomológica involucró el monitoreo y control de las viviendas infestadas con *T. infestans*, por lo tanto este periodo nos permitirá evaluar el efecto que tiene sobre los números poblacionales de *T. sordida* la ocurrencia de rociados con insecticidas piretroides de poder residual.

#### 4.1.1 Objetivos e hipótesis

Describir y analizar el patrón de infestación y abundancia relativa de *T. sordida* según los ecotopos de las viviendas rurales del Chaco húmedo argentino, en las etapas previa a la intervención masiva del sistema y de vigilancia entomológica, y evaluar el efecto de las intervenciones de control con insecticidas.

#### Hipótesis 1

3. Los ecotopos peridomésticos que puede infestar *T. sordida* son aquellos similares a los ecotopos que ocupa en silvestría, que se asocian principalmente a aves.

#### Predicción

- a. La ocupación y abundancia estará concentrada en los ecotopos peridomésticos usados por aves de corral en la etapa pre-intervención y durante la vigilancia entomológica.

#### Hipótesis 2

4. Las poblaciones de triatominos silvestres secundarios no domiciliados, en particular *T. sordida*, habitan el peridomicilio de la vivienda rural, donde los insecticidas pierden su poder residual.

#### Predicción

- b. La abundancia de las colonias de *T. sordida* no disminuirá luego del rociado con insecticidas.

## 4.2 Materiales y métodos

### 4.2.1 Área y diseño del estudio

El área de estudio comprende la denominada Área I del municipio de Pampa del Indio, Departamento San Martín, Chaco, ya descrita en el capítulo 2. Se efectuaron búsquedas de triatominos en todos los sitios domésticos y peridomésticos de las viviendas del área. Los métodos de búsqueda incluyeron la captura de triatominos por unidad de esfuerzo (hora-hombre), y también capturas ocasionales realizadas por los habitantes de las viviendas.

Para la etapa pre-intervención se realizó primero una exploración piloto del área durante septiembre-octubre de 2007 que incluyó 51 viviendas. El censo definitivo ocurrió durante noviembre-diciembre de 2007 y repitió la evaluación entomológica en 31 sitios evaluados durante el muestreo piloto. El valor de infestación en esos 31 casos se construyó como el valor promedio entre las dos evaluaciones, ya que en esos sitios se duplicó el esfuerzo de captura. Para la etapa de vigilancia entomológica (2008-2010) se efectuaron las búsquedas de triatominos cada 3-4 meses, durante los primeros 3 años, lo que acumuló un total de 6 evaluaciones entomológicas (ver figura 2.4, capítulo 2).

### 4.2.2 Relevamiento de datos entomológicos y de vivienda

Todos los triatominos colectados fueron identificados por especie y estadio, siguiendo a Lent y Wigodzensky (1979). Se registró el ecotopo al que perteneció cada sitio existente en el peridomicilio, su condición de evaluado o no y el resultado de la evaluación.

Para la etapa pre-intervención se registraron los materiales de construcción de cada sitio (que fueron analizados en Gurevitz et al. 2011) y la disponibilidad de refugio ofrecida a *T. infestans*. Estas variables serán utilizadas en el capítulo 5, que analizará en detalle el patrón espacial de infestación.

Durante la vigilancia entomológica se registró individualmente la fecha en la que cada sitio fue rociado con insecticida. Esto permitió construir el estado de rociado a nivel de la vivienda (a partir del rociado de sus sitios componentes) y también permitió construir la variable binaria de al menos un rociado con insecticida ocurrido en el período inmediato previo a la evaluación.

#### 4.2.3 Análisis de datos

El análisis siguió el mismo esquema desarrollado en el capítulo 3 para el área de estudio Amamá. Sólo se consideraron los hallazgos de triatominos ocurridos por el método hora-hombre, que representa un índice de abundancia relativa.

Se evaluó la ocupación y abundancia de *T. sordida* según los ecotopos de la vivienda por separado para la etapa pre-intervención y para el conjunto de las evaluaciones entomológicas ocurridas durante la vigilancia entomológica.

Durante la etapa de vigilancia entomológica fue posible evaluar el efecto de los rociados con insecticida. La relación entre la presencia futura de triatominos (la probabilidad de sufrir una infestación o reinfestación) y la ocurrencia de rociados, en la unidad de análisis *sitio*, fue puesta a prueba en una tabla de contingencia de tres vías. Se analizaron individualmente pares de tiempos sucesivos sobre el mismo sitio respecto a su estado de infestación con *T. sordida* y la existencia de rociados entre ambos tiempos. Esta información se estructuró en una tabla de contingencia de tres vías y se analizó mediante la prueba de Mantel-Cochran-Haenzsel.

La ocupación y abundancia relativa se estudiaron en relación a la variables potencialmente descriptoras de la presencia y abundancia de *T. sordida* que podrían haber sufrido variaciones temporales. Esta aproximación debió utilizar como unidad de análisis a la vivienda dada la imposibilidad de asegurar la identidad de los sitios peridomésticos a lo largo del período completo. La base de datos se construyó mediante la suma de todos los ejemplares hallados en los sitios evaluados constituyentes de la vivienda, y se siguieron las mismas 260 viviendas a lo largo de 6 oportunidades durante los primeros 3 años de vigilancia entomológica. Cada punto en el tiempo correspondió a una evaluación entomológica ocurrida hasta 6 meses después de un rociado con insecticida. Se estudió la variable *abundancia* para los factores fijos *estación del año*, que identifica el momento de la dinámica demográfica anual que transcurre la población de triatominos, y *rociado* ocurrido hasta 6 meses antes de la evaluación, en al menos uno de los sitios que componen la vivienda. Se consideró como factor aleatorio a la medida repetida sobre la unidad *vivienda*, y se

incorporó la forma de la autocorrelación temporal utilizando ecuaciones estimadas generalizadas (GEE, ver capítulo 3).

## 4.3 Resultados

### 4.3.1 Distribución de *T. sordida* por ecotopos pre-intervención (2007)

Las búsquedas manuales de triatominos hallaron 355 *T. sordida* en 78 (3.58%) de 2177 sitios evaluados (Tabla 4.1). *T. sordida* estuvo asociada estrechamente con ecotopos de gallinas: tomados en conjunto los nideros, árboles y gallineros dan cuenta del 85.8% de los insectos colectados y del 60% (47 de 78) de los sitios ocupados. El hallazgo de ninfas de *T. sordida* fue raro en las habitaciones de las personas, depósitos, cocinas y corrales de vacas o caballos. Se detectó la presencia de sólo un adulto en una troja, y fueron totalmente negativos las letrinas, hornos de barro y edificios públicos. Este grupo de hábitats en conjunto fue considerado inhabitable por *T. sordida*.

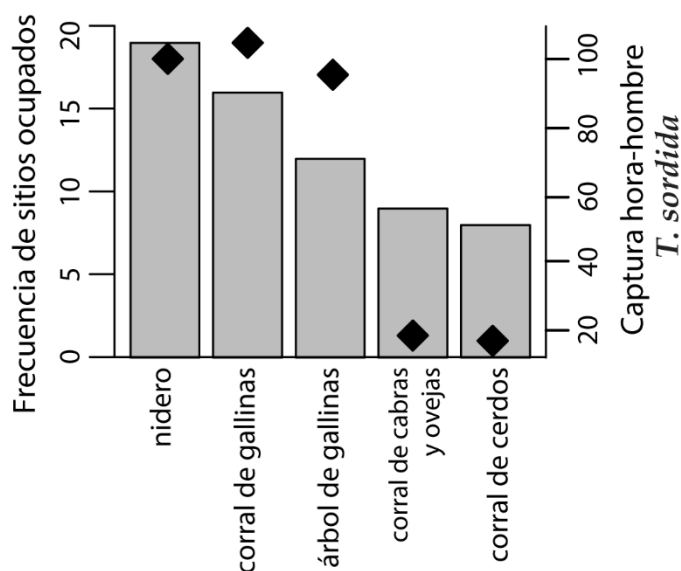
Los tres ecotopos utilizados por gallinas fueron responsables de los valores máximos de captura total y promedio por sitio (Tabla 4.1), y se los consideró hábitats principales para *T. sordida*. La máxima fracción de sitios ocupados se registró en los nideros, mientras que las colonias más abundantes se registraron en gallineros, y con menor frecuencia en árboles de gallinas (Fig. 4.1). La mayor población local de *T. sordida* detectó 71 individuos en una planta de vid donde subían a dormir las gallinas, a pesar de que los pobladores no propiciaban ese uso. Este sitio fue categorizado inicialmente dentro del hábitat otros, pero una revisión exhaustiva a posteriori de las características de todos los sitios, información de animales hospedadores, y otras observaciones realizadas en la vivienda durante la visita de evaluación entomológica, permitió la adecuada recategorización del sitio como árbol de gallina. Los corrales de cabras y ovejas y los chiqueros de cerdos presentaron ocupaciones por *T. sordida* similares (8-9%) y un valor de triatominos capturados total y promedio por sitio positivo mayor que otros ecotopos (Fig. 4.1) y fueron considerados como hábitats secundarios para *T. sordida*.

**Tabla 4.1** Cobertura de la evaluación entomológica, prevalencia y abundancia relativa de *Triatoma sordida* según ecotopos en Pampa del Indio, 2007

Ecotopos	Sitios evaluados (%)	Sitios positivos (%)	Insectos colectados (ninfas / adultos)	Captura promedio per sitio positivo (SD)	Máxima captura per sitio	Porcentaje de triatominos colectados
Nidero de gallinas	118 (92,19)	19 (16,10)	102 (60 / 42)	5,34 (6,07)	23	30,2
Corral de gallinas	186 (94,42)	16 (8,60)	107 (61 / 46)	6,69 (7,21)	28	28,5
Árbol de gallinas	198 (83,90)	12 (6,06)	96 (70 / 26)	8,00 (19,88)	71	27,1
Corral de cabras y ovejas	118 (88,72)	9 (7,63)	18 (12 / 6)	2,00 (1,58)	5	5,08
Chiquero de cerdos	200 (91,32)	8 (4,00)	15 (6 / 9)	1,88 (2,10)	7	4,24
Depósito	143 (89,94)	4 (2,80)	4 (1 / 3)	1,00 (0,00)	1	1,13
Habitaciones de personas	370 (85,85)	4 (1,08)	4 (2 / 2)	1,00 (0,00)	1	1,13
Otros <sup>1</sup>	124 (79,49)	2 (1,61)	3 (2 / 1)	1,50 (0,71)	2	0,85
Cocina	199 (92,56)	2 (1,01)	2 (1 / 1)	1,00 (0,00)	1	0,56
Corral de caballos o vacas	96 (71,64)	1 (1,04)	3 (3 / 0)	3,00 (–)	3	0,85
Troja	39 (97,50)	1 (2,56)	1 (0 / 1)	1,00 (–)	1	0,28
Letrina	223 (81,68)	0	0	0	0	0
Horno de barro	156 (81,68)	0	0	0	0	0
Edificios públicos <sup>2</sup>	7 (20,00)	0	0	0	0	0
Total	2177 (85,51)	78 (3,58)	355 (218 / 137)	4,54 (9,08)	71	100

<sup>1</sup> Estructuras peridomésticas que incluyen capillas en las viviendas, materiales de construcción apilados, y otras estructuras abandonadas donde empollan gallinas.

<sup>2</sup> Escuelas, Iglesias, puestos de atención primaria de la salud sin estructuras peridomésticas.



**Figura 4.1** Frecuencia de sitios ocupados con *Triatoma sordida* (barras, eje izquierdo) y captura total por unidad de esfuerzo hora-hombre (diamantes, eje derecho) según ecotopo en Pampa del Indio, Chaco, 2007

#### 4.3.2 Distribución de *T. sordida* por ecotopos en vigilancia entomológica (2008–2010)

Las búsquedas de triatominos por hora-hombre hallaron un total de 2226 *Triatoma sordida* en 370 sitios evaluados durante las primeras 7 evaluaciones entomológicas ocurridas entre 2008 y 2010, posteriores a la intervención del sistema con el rociado masivo de la fase de ataque (Tabla 4.2). De los 18042 sitios evaluados, 11 correspondieron a edificios públicos (e.g., escuela, puesto sanitario, templo) que no albergaron infestación por esta especie. El 75,5% de los insectos fue colectado en nideros y en árboles de gallinas (56,9% y 18,6%, respectivamente). La colonización de sitios, dada por el hallazgo de ninfas, fue nula en los hornos de barro, y fue rara en cocinas, depósitos, letrinas, corrales de caballos o vacas y en las habitaciones de las personas.

Los corrales de cabras y ovejas, corrales de gallinas y chiqueros de cerdos fueron responsables de aportar cantidades de insectos y de sitios infestados similares entre sí. Las *trojas* merecen una mención aparte ya que resultan un ecotopo poco frecuente (presente en el 10% de las viviendas) pero con una frecuencia alta de colonias con gran producción de triatominos, comparable a los nideros de gallinas (9 y 10,1 insectos por sitio positivo, respectivamente). En conjunto estos 4 ecotopos aportaron el 20,6% de los individuos *T. sordida* colectados. La composición del peridomicilio de las viviendas resultó más variable que en Amamá, con ecotopos relevantes para la especie que estuvieron presentes en cerca del 30% de las viviendas (nideros, corral de gallinas, corral de cabras y ovejas).

**Tabla 4.2** Infestación por *T. sordida* en Pampa del Indio, Chaco, 3 años post-intervención (2008–2010)

Ecotopos <sup>a</sup>	Sitios evaluados	Sitios positivos (%)	Sitios colonizados (%)	Insectos colectados	Insectos / evaluación: media (SD)	Máxima ocurrencia (%) <sup>b</sup>
Nidero de gallinas	1041	125 (12,0)	100 (80,0)	1267	181,0 (180,1)	34,3
Árboles de gallinas	2385	99 (4,2)	67 (67,7)	413	59,0 (38,6)	68,7
Corral de cabras y ovejas	1031	38 (3,7)	26 (68,4)	107	15,3 (5,8)	35,0
Corral de gallinas	1332	31 (2,3)	23 (74,2)	116	16,6 (8,0)	33,7
Chiquero de cerdos	1412	30 (2,1)	22 (73,3)	146	20,9 (16,9)	41,6
Otros	892	14 (1,6)	12 (85,7)	42	8,4 (9,1)	28,4
Troja	272	10 (3,7)	8 (80,0)	90	22,5 (21,3)	10,0
Habitaciones de personas	2944	8 (0,3)	2 (25,0)	17	5,7 (7,2)	97,9
Letrinas	1957	6 (0,3)	5 (83,3)	19	4,8 (5,6)	69,2
Corral de caballos o vacas	859	4(0,5)	4 (100)	4	1,3 (0,6)	38,3
Depósito	1016	3 (0,3)	2 (66,7)	3	1	35,2
Cocina	1506	2 (0,1)	1 (50,0)	2	1	54,5
Horno	1384	0	–	0	0	52,5
Total	18031	370 (2,1)	272 (73,5)	2226	318,0 (237,2)	

<sup>a</sup> se excluyeron 11 edificios públicos evaluados en los que nunca se detectó infestación por *T. sordida*.

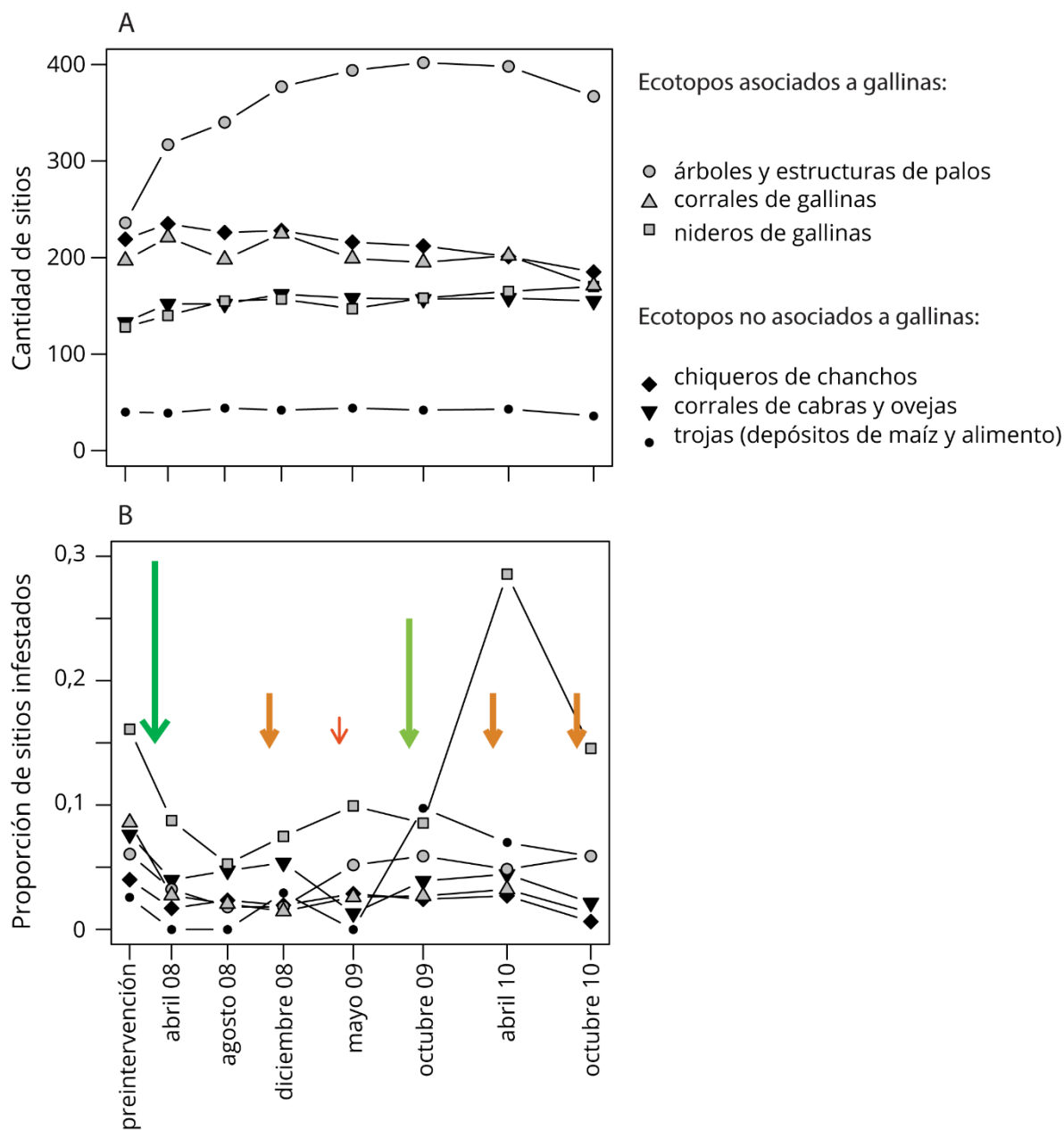
<sup>b</sup> mide cuán habitual es cada ecotopo a través de las 7 evaluaciones de todas las viviendas

### 4.3.3 Variaciones temporales de la abundancia

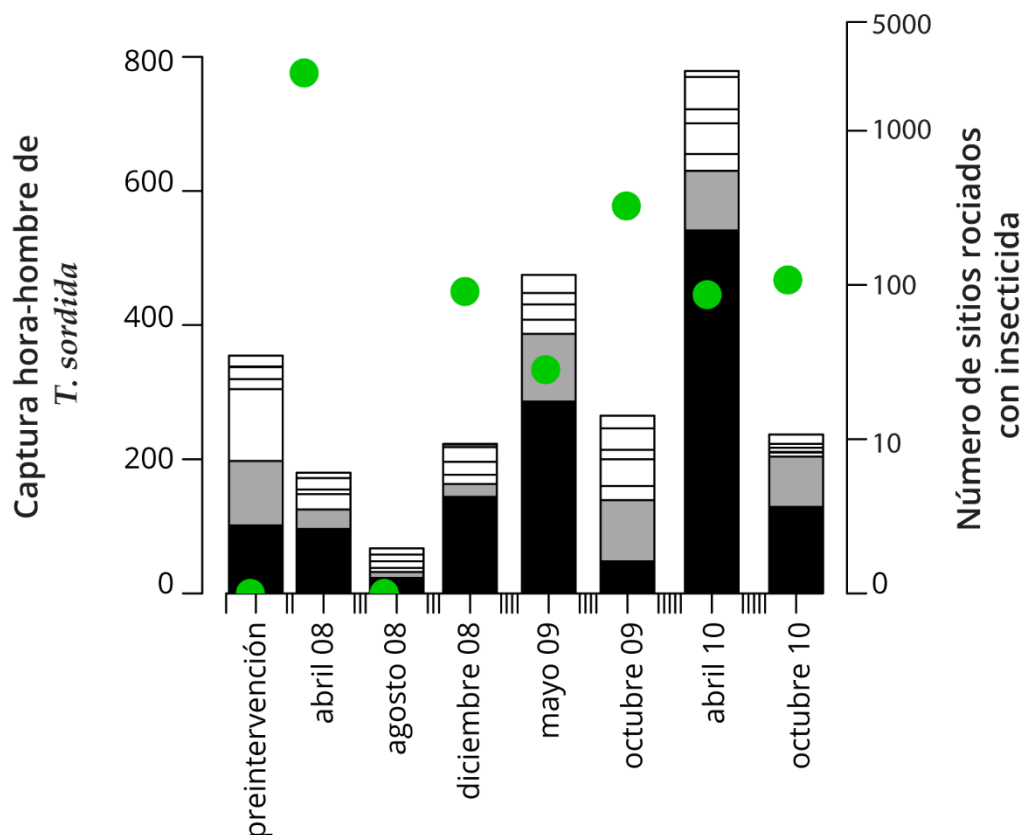
La cantidad de sitios registrados para cada ecotopo se mantuvo en el tiempo casi sin variaciones (Figura 4.2). La excepción fueron los árboles y palos de gallinas que casi se duplicaron durante el primer año de monitoreo, probablemente como resultado de la mejora en el registro exhaustivo del peridomicilio de las viviendas durante las visitas de evaluación entomológica y no debido a un aumento real de la disponibilidad de este ecotopo. Esto pone de manifiesto que pudo haber un subregistro del ecotopo y de su infestación asociada durante la etapa previa a la intervención y el primer año de vigilancia. Los nideros, árboles y palos de gallinas fueron los ecotopos con mayor relevancia para la especie a lo largo de todo el período analizado (Figura 4.3). Las capturas de *T. sordida* alcanzaron su valor más bajo luego del rociado masivo del área en la fase de ataque, el cual incluyó el rociado de más de 2000 sitios. El valor máximo de individuos capturados del periodo ocurrió antes del invierno de 2010.

Los picos de abundancia de *T. sordida* estuvieron relacionados en forma inversa con la cantidad de sitios rociados durante los tres periodos anteriores a la evaluación (Figura 4.4, retraso 0, -1 y -2), con coeficientes de correlación lineal entre 0,24 y 0,35. La infestación futura con *T. sordida* estuvo significativa e inversamente relacionada con la aplicación local de insecticida (a nivel de sitio, en tiempos consecutivos tomados de a pares) cuando se controló por la presencia de *T. sordida* a tiempo  $t$  (Tabla 4.3; prueba de Mantel-Cochran-Haenzsel  $\chi^2 = 6,57$ , grados de libertad = 1,  $p = 0,01$ ; OR = 0,63 IC<sub>95%</sub> 0,44 – 0,90). En viviendas infestadas las probabilidades relativas de infestación futura se vieron reducidas en un 50% debido a la aplicación de insecticida (OR = 0,49 IC<sub>95%</sub> 0,28 – 0,88), mientras que en viviendas que no estuvieron infestadas la probabilidad de infestación futura no se vio modificada por la aplicación local de insecticida (OR = 0,71 IC<sub>95%</sub> 0,46 – 1,10).

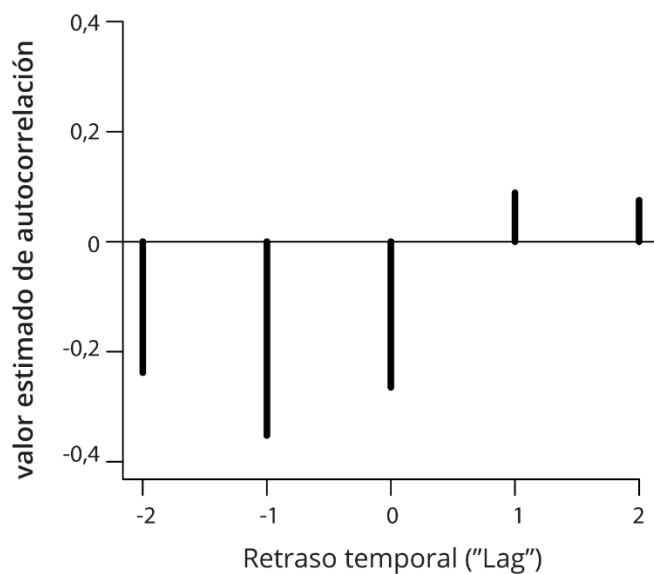




**Figura 4.2** Detalle de la composición del peridomicilio de la vivienda rural en Pampa del Indio, Chaco, 2007-2010. En gris los ecotopos asociados a gallinas. **A** Número de sitios que se registraron a lo largo del período de estudio para cada ecotopo. Incluye sitios evaluados y no evaluados. **B** Proporción de sitios evaluados infestados. Las flechas señalan cualitativamente el momento y cantidad de sitios rociados (máximo en verde: 2355 rociados, mínimo en rojo: 27 rociados).



**Figura 4.3** Captura total de *Triatoma sordida* por hora-hombre durante el período de estudio (barras, eje izquierdo). En negro, la cantidad de ejemplares colectados en nideros, y en gris, en árboles y estructuras de palos de gallinas. Los puntos verdes señalan la cantidad de sitios que se rociaron previo a la evaluación correspondiente (eje derecho, nótese la escala logarítmica).



**Figura 4.4** Correlación cruzada entre la captura total de *T. sordida* y el número de sitios rociados durante cada período inmediato anterior a la evaluación. Se muestra la autocorrelación para diferentes retrasos temporales, donde 0 representa el período inmediato anterior.

**Tabla 4.3** Relación entre la aplicación de insecticida a tiempo  $t$  y la infestación futura con *T. sordida* a  $t+1$ , controlando por la infestación a tiempo  $t$ , para 1768 pares de tiempos sucesivos durante los primeros 3 años de monitoreo del área.

<i>T. sordida</i> (t)	Rociado (t)	<i>T. sordida</i> (t+ 1)		Total
		Presencia	Ausencia	
Presencia	sí	23	68	91
Presencia	no	57	83	140
Ausencia	sí	27	313	340
Ausencia	no	129	1068	1197
Total		236	1532	1768

#### 4.3.4 Efectos del rociado con insecticida y la estacionalidad sobre la abundancia de *T. sordida* (2008–2010)

La abundancia total de *T. sordida* a nivel de la vivienda fue adecuadamente descripta por un modelo estadístico que incluyó los efectos de la aplicación de insecticidas en el período inmediato previo a la evaluación entomológica, sumados a los efectos del momento del año (estación) en que ocurrió la evaluación (Tabla 5.3), y no incluyó la interacción entre ellos. De acuerdo con los coeficientes estimados expresados en las unidades de conteo de la variable original, el rociado disminuye en un 61% la abundancia de *T. sordida*, mientras que las evaluaciones post-invierno (primavera) detectaron 59% menos de triatomíneos que las realizadas inmediatamente antes de la temporada fría.

**Tabla 4.4** Análisis de regresión GEE para la captura total de *T. sordida* para el mejor modelo obtenido, que incluye los factores *Rociado con insecticida* y *Estación del año*.

Efectos	Estimación	EE	Wald	P
Ordenada al origen	0,74	0,20	13,47	<0,001
Rociado	-0,95	0,36	6,88	<0,01
Estación	-0,87	0,25	11,77	<0,001

## 4.4 Discusión

### 4.4.1 Distribución de la infestación según ecotopos

Los resultados de este capítulo muestran que *T. sordida* no es capaz de colonizar las habitaciones de las personas, y que en el peridomicilio de la vivienda rural del Chaco húmedo se la encuentra asociada a los ecotopos usados por gallinas (hábitats principales), pero también a corrales de cabras y ovejas, cerdos y depósitos de maíz. La ocupación de ecotopos asociados a más de un tipo de animal hospedador se ha asociado con una capacidad de alimentación ecléctica, sobre múltiples hospedadores. Esto coincide con observaciones sobre esta especie que muestran la inexistencia de preferencia para la alimentación sobre aves o mamíferos (Crocco y Catalá, 1997), lo que se ha señalado como una “pre-adaptación” para la domiciliación (Aragão 1983).

Previo a la intervención del sistema, la infestación se concentró en los sitios del peridomicilio usados por gallinas (hábitats principales: nideros, árboles y corrales de gallinas) donde sus poblaciones alcanzaron valores máximos de ocupación, captura total y promedio por sitio. El hallazgo inusual de la mayor población de *T. sordida* en la etapa pre-intervención en una planta de vid donde las gallinas duermen pone de manifiesto la ya establecida relevancia de los árboles como ecotopo principal para esta especie, y la ocurrencia de fuentes superproductivas de propágulos en sitios que pueden pasar inadvertidos y en los que es difícil la búsqueda de triatominos. Los corrales de cabras y ovejas y chiqueros de cerdos abarcaron una pequeña parte del total de triatominos capturados por hora-hombre y con una menor abundancia relativa promedio por sitio, constituyéndose en sitios secundarios para *T. sordida*. Así, los diferentes ecotopos peridomésticos aparentan cumplir diferentes roles en la dinámica poblacional de *T. sordida*, como fuera ya establecido para *T. infestans* (Gurevitz et al. 2011, Gürtler et al. 2014a). Este tema será abordado en detalle en el capítulo 5 de esta tesis.

La importancia relativa de los ecotopos principales y secundarios pre-intervención se mantuvo sin modificaciones durante los 3 primeros años de vigilancia entomológica. Los nideros de gallinas fueron el ecotopo que resultó de mayor relevancia: allí se dieron la máxima prevalencia de infestación, abundancia de individuos, el máximo número de colonias así como la máxima proporción de sitios infestados en cada una de las 7 evaluaciones entomológicas. Los árboles y palos de gallinas fueron el siguiente ecotopo en relevancia, con colonias menos productivas pero mucho más frecuentes en el espacio ya que este ecotopo estuvo presente en el 70% de las viviendas estudiadas. Los ecotopos secundarios (corrales de cabras u ovejas y chiqueros de chanchos) se mantuvieron con la misma proporción de sitios infestados por *T. sordida* a pesar de la disminución de la infestación por *T. infestans* que potencialmente liberaría sitios del peridomicilio.

La abundancia de *T. sordida* fue elevada en las trojas infestadas. Estos depósitos de maíz, donde muchas veces se acumulan también otros alimentos cosechados por el grupo familiar, resaltan por tratarse de colonias en el 80% de las infestaciones, y por tener un promedio de 9 ejemplares por hora-hombre en cada sitio infestado, valores equivalentes a los de nideros de gallinas, el ecotopo de mayor relevancia para la especie. Las trojas resultan particularmente difíciles de rociar por contener alimento acumulado que no puede ser rociado ni movilizado con facilidad al exterior para permitir el rociado de la estructura. Para poder rociarla por dentro muchas veces los alimentos son cubiertos con frazadas o lonas de modo de impedir que el insecticida se deposite sobre ellos. Sin embargo, en la práctica muchas trojas son rociadas sólo por su cara exterior. La dificultad para revisar y tratar estas estructuras podría ser la causa de la gran cantidad de trojas negativas para *T. sordida*, pero extremadamente productivas cuando estaban infestadas. Todo parecería señalar que la detección de los triatominos en las trojas ocurre sólo cuando la abundancia alcanza valores elevados. Los depósitos de alimentos también fueron considerados un factor de riesgo y de aumento de la abundancia de *T. sordida* en Brasil (Rossi et al 2015).

Ni la prolongada ausencia de intervenciones con insecticida antes de la intervención de 2007, ni la disminución de las colonias de *T. infestans* ocurrida entre 2008–2010 fueron suficientes para que ocurriera la colonización de las habitaciones de las personas por *T. sordida*. Las habitaciones de las personas y los ecotopos peridomésticos con una construcción similar (e.g., cocinas, depósitos de cosas) raramente presentaron algunos individuos, en su mayoría adultos. En total (2007–2010) se evaluaron 3314 habitaciones de personas, que sólo presentaron colonias de *T. sordida* en 4 oportunidades (0,12%): 2 correspondientes a la pre-intervención, y 2 más en la primera evaluación posterior al rociado masivo del sistema. En las siguientes 6 evaluaciones hasta 2010 no se halló ninguna otra evidencia de colonización de *T. sordida* dentro de las habitaciones. Este resultado apoya la ausencia de expansión de *T. sordida* sobre los ecotopos usualmente ocupados por *T. infestans*. Esto difiere de los patrones de colonización del domicilio descriptos para *T. sordida* en Brasil (Dias 1988) donde se la señala como la especie más cercana a la domiciliación en áreas donde se ha controlado *T. infestans* o donde han ocurrido grandes cambios en el uso de la tierra (Forattini 1980, Forattini et al. 1983, Diotaiuti et al. 1993); y en el este del Chaco paraguayo donde también es frecuente el hallazgo de ejemplares dentro de las viviendas (Gonzalez–Britez et al. 2014, Sánchez et al. 2016). Sin embargo, estos resultados sí coinciden con los patrones de ocupación descriptos en la provincia de Corrientes (Bar et al. 2002) y en el Chaco seco paraguayo (Gonzalez–Britez et al. 2014). Los resultados de este capítulo coinciden con la visión de *T. sordida* como una especie “predominantemente peridoméstica,

sin colonización significativa dentro de las habitaciones” (Waleckx et al. 2015) en el Chaco argentino.

#### 4.4.2 Variaciones temporales de la abundancia relativa de *T. sordida*

La abundancia de *T. sordida* se redujo significativamente debido al rociado con insecticidas piretroides dirigido a sitios y viviendas con *T. infestans*, y disminuyó además la probabilidad de infestación futura en los sitios infestados y rociados. La coincidencia de resultados al analizar el efecto del rociado a las escalas de sitio y de vivienda (que consideró una vivienda rociada aún cuando algunos de sus sitios no lo hubieran sido), muestran que *T. sordida* sería sensible al rociado con insecticidas piretroides a la escala de vivienda, aun cuando no se haya realizado el rociado exhaustivo de todos sus sitios.

El rociado no resultó preventivo de la infestación en aquellos sitios donde no hubo infestación previa, como sí se verificó para *T. garciabesi* en el capítulo 3. El origen de los insectos reinfestantes podría ser el mismo foco residual, resultado de la baja efectividad del insecticida en sitios del peridomicilio expuestos al sol y a la lluvia, o también provenir de sitios cercanos, tanto silvestres como (peri)domésticos. *T. sordida* fue la única especie capturada con trampas de cebo vivo (Noireau) en el área de estudio (Alvarado-Otegui et al. 2012), y se supone que el adulto tiene una capacidad de vuelo superior a 100 m (Schofield et al. 1991), aunque estudios recientes de captura-marcado-recaptura mostrarían capacidades menores (Dantas et al. 2018).

Si bien los rociados con insecticidas lograron reducir la abundancia de *T. sordida* para cada sitio y vivienda individual seguido en el tiempo, la infestación general del sistema no se vio afectada: la evaluación pre-intervención recolectó un total de 355 ejemplares de la especie *T. sordida*, y el promedio de ejemplares colectados para las 7 evaluaciones del período 2008-2010 fue de 318 ejemplares por evaluación. Dados los plazos de desarrollo largos de esta especie (184 días para alcanzar el adulto desde el estadio de huevo en condiciones estables, controladas y favorables de laboratorio, Carcavallo y Martínez 1972), es muy poco probable que la recuperación del número total de individuos en evaluaciones ocurridas cada 3-4 meses se deba a un proceso demográfico intrínseco de cada población. Esto podría señalar una dinámica poblacional abierta, con inmigración exógena proveniente de áreas silvestres, o con migración interna entre sitios que permita a individuos escapar del insecticida, entre muchas otras opciones.

Las abundancias registradas para *T. sordida* fueron significativamente mayores durante el otoño (abril-mayo) y previas a la mortalidad invernal, que al inicio de la primavera (octubre). Este patrón coincide con el observado para *T. garciabesi* en el período de vigilancia entomológica correspondiente al área de

estudio Amamá (capítulo 3). La dinámica anual de la densidad de *T. sordida* sufriría una marcada mortalidad invernal, lo que conduciría a una recuperación lenta de la abundancia poblacional recién hacia la mitad de la primavera (Forattini et al. 1983, Gorla y Schofield 1985).

Las limitaciones observadas para el método de búsqueda manual de triatominos en el capítulo anterior son igualmente válidas aquí. Todas las búsquedas de triatominos fueron igualmente exhaustivas en ecotopos ocupados casi exclusivamente por *T. sordida* como en aquellos en donde fue más típica la presencia de *T. infestans*.

Los resultados de este capítulo avanzan en el conocimiento necesario sobre los factores que permiten la presencia de *T. sordida* a las escalas espaciales de sitio y de vivienda, y en un proceso temporal que parece independiente de la disminución de la prevalencia y abundancia de la especie potencialmente competidora, *T. infestans*. Por último, si bien los rociados con insecticidas piretroides probaron ser efectivos en disminuir la abundancia de las poblaciones de *T. sordida*, no fueron capaces de eliminarla de la vivienda rural de Pampa del Indio.

## 5. Análisis metapoblacional de la ocupación pre-intervención de *Triatoma sordida* en el Chaco húmedo

---

### Resumen

*Triatoma sordida* (Stål) (Hemiptera: Reduviidae) es capaz de colonizar ocasionalmente las habitaciones de las personas en Paraguay, Bolivia y Brasil, pero no así en Argentina donde sólo se han registrado poblaciones peridomésticas. A partir de la identificación de los ecotopos del peridomicilio que representan hábitats principales y secundarios para el desarrollo de las colonias de *T. sordida* en el chaco húmedo argentino, el principal objetivo de este capítulo es describir la red espacial de sitios (parches) que puede ocupar esta especie antes de la intervención del sistema con el rociado masivo del área, y evaluar si el patrón de ocupación observado pudo haberse generado gracias a una dinámica espacio-temporal de metapoblación. La mayor parte de los hábitats principales y secundarios estuvo desocupada a pesar de hallarse próxima a sitios ocupados por *T. sordida*. Modelos lineales generalizados mostraron que tanto la fracción de sitios ocupados como la abundancia de *T. sordida* aumentaron con la disponibilidad de refugio. Estas dos características del sistema permitieron implementar un modelo metapoblacional de Función Incidencia. El modelo consideró las distancias entre sitios y su capacidad de carga individual, y predijo un aumento de 4 veces la proporción de sitios ocupados respecto a la observada, sugiriendo que el sistema pre-intervención no representa un estado de equilibrio colonización-extinción de sus poblaciones locales, sino un estado transitorio donde el aumento de la infestación estaría limitado. Se discuten exhaustivamente los factores que podrían causar esta limitación. La escasa ocupación de parches observada en comparación con la predicha por el modelo sugiere que no es esperable que aumente la infestación por *T. sordida* en el área de estudio.



## 5.1 Introducción

Los sitios que pueden habitar los triatominos son de naturaleza discreta, y pueden conceptualizarse como parches discretos dispuestos en una red e inmersos en una matriz inhabitable. Los parches sostienen poblaciones locales, y la colonización completa de los parches de la red se vería impedida por procesos que involucran atravesar la matriz y superar las dificultades propias de la baja abundancia: emigración, éxito del establecimiento, y estocasticidad demográfica y ambiental. Las poblaciones locales, *a priori* de baja abundancia, serían susceptibles a la extinción, pero podrían aportar individuos fundadores de colonias en parches vacíos de la red. Este sistema constituiría una metapoblación *sensu stricto* (Levins 1969, Hanski 1999). La dinámica de una metapoblación puede ser el resultado de una disposición natural en parches de los recursos o hábitats, y también de la pérdida de hábitat y fragmentación causada por actividades humanas (Sjögren-Gulve y Hanski 2000). La persistencia de la metapoblación se asegura gracias a la asincronía en los eventos locales de extinción y colonización, que dependen de las características individuales de los parches. Estas características pueden ser intrínsecas de cada parche, y los describen según si son propensos a poblaciones que crezcan o que se extingan localmente (según la *calidad del parche* o capacidad de carga); o pueden depender de la conformación espacial de los parches: qué distancias separan entre sí a los parches ocupados de los parches vacíos (colonización) o con poblaciones en baja densidad (efecto rescate).

Los patrones de ocupación de poblaciones que ocurren en parches observados empíricamente pueden ajustarse a modelos teóricos de dinámica metapoblacional, y sus parámetros pueden utilizarse para simular prospectivamente la dinámica temporal, y predecir estados transitorios del sistema y la proporción de parches ocupados en eventuales puntos de equilibrio (Hanski y Thomas 1994). Este marco teórico ha sido útil para analizar la viabilidad de poblaciones estructuradas con ocupación incompleta, principalmente para conservación de especies (e.g. *Ochotona princeps*, Moilanen et al. 1998; *Sitta europaea*, Verboom et al. 1991; *Pelophylax lessonae*, Sjögren-Gulve 1994; poblaciones de mariposas emblemáticas, Hanski 1994, Jones 1994), y también para entender la transmisión y alcances de enfermedades transmisibles por vectores (Arino et al. 2005, 2007, Auger et al. 2008) de transmisión directa en sistemas metapoblacionales (Hess 1996). La teoría de metapoblaciones ha permitido abordar preguntas sobre los tiempos esperados de persistencia, la proporción esperada de parches ocupados en los puntos de equilibrio, la importancia relativa de cada parche de la red para la persistencia global, y comparar los efectos que tendrían diferentes acciones de manejo de la configuración espacial de la red de parches. El enfoque metapoblacional no ha sido aplicado aún a triatominos a pesar de que resulta apropiado para evaluar la persistencia y expansión poblacional. zu Dohna

y colaboradores (2007) se aproximó a este enfoque modelando el estado y tasa de renovación de la ocupación de parches con *T. infestans* en el Chaco seco argentino.

En este capítulo se utilizará la interpretación de los ecotopos elaborada en el capítulo 4 para estudiar espacialmente la infestación y analizarla bajo la teoría de metapoblaciones. El patrón de infestación analizado corresponde al período previo a la intervención del sistema (2007) y, por lo tanto, representa la ocupación del sistema alcanzada luego de 10–11 años sin intervenciones de control vectorial contra triatomíneos.

### 5.1.1 Objetivo e hipótesis

Evaluar el patrón de distribución espacial de *T. sordida* previo a intervenciones de control en el chaco húmedo argentino como parte de un proceso espacio-temporal de dinámica metapoblacional.

#### Hipótesis 1

1. Las características ambientales, demográficas y entomológicas de cada uno de los sitios (parches) describen dimensiones del nicho ecológico de *T. sordida* que explican su ocupación.

#### Predicciones

- a. La disponibilidad y tipo de hospedadores explicarán el patrón de ocupación pre-intervención de *T. sordida*, en particular: un número alto de animales disponibles y aves de corral se asociarán a valores de abundancia de *T. sordida* mayores.
- b. Sitios que ofrezcan más refugio a triatomíneos se asociarán a abundancias de *T. sordida* mayores.
- c. El número máximo de ejemplares *T. sordida* que albergó cada sitio durante los 3 primeros años de vigilancia entomológica (la capacidad de carga del sitio) se asociará a las abundancias de *T. sordida* halladas en la preintervención.

#### Hipótesis 2

2. Dada la naturaleza espacialmente fragmentada de las colonias de *T. sordida*, individualmente susceptibles a extinción (causada por grandes variaciones anuales y estacionales en la disponibilidad de refugio y alimento), y a colonización (movilidad entre parches de adultos voladores y ninfas que caminan), su persistencia temporal en el área de estudio puede explicarse gracias a una dinámica metapoblacional que transcurrió durante al menos 10 años sin grandes disturbios.

## Predicciones

- d. El patrón de ocupación de *T. sordida* incluirá parches (sitios habitables) sin ocupación.
- e. Las probabilidades de ocupación de cada parche de la red ajustadas por un modelo de función de incidencia (Hanski 1994) serán equivalentes a las frecuencias de ocupación obtenidas mediante la simulación del proceso metapoblacional a largo plazo.

## 5.2 Materiales y métodos

### 5.2.1 Área y diseño del estudio

El área de estudio comprende al área norte del Municipio de Pampa del Indio, Chaco, ya descrito en el capítulo 2. La información entomológica utilizada corresponde a la etapa previa a la intervención con insecticidas en el año 2007, restringida a los sitios que pertenecieron a ecotopos principales y secundarios para *T. sordida* (resultado del capítulo 4).

### 5.2.2 Relevamiento de datos entomológicos y de vivienda

Durante las búsquedas de triatominos se registraron los materiales de construcción de cada sitio (que fueron analizados en Gurevitz et al. 2011) necesarios para la elaboración de la variable *disponibilidad de refugio*. Durante la evaluación de abril 2008 se registraron el tipo y cantidad de animales domésticos de producción de cada vivienda y su sitio de descanso nocturno, necesarios para caracterizar la disponibilidad de hospedadores que ofrece cada sitio.

Para caracterizar individualmente a cada parche se ensayaron diferentes aproximaciones para medir su *calidad* intrínseca, en base a los antecedentes existentes para *T. sordida* y otros triatominos en general. La *calidad* de cada parche se ensayó asociada a cuatro variables que fueron relevadas en las visitas a las viviendas: número total de animales hospedadores disponibles, tipo de animales hospedadores disponibles, disponibilidad de refugio, y capacidad de carga de la población de triatominos de cada sitio.

– El máximo valor de captura de *T. sordida* por unidad de esfuerzo por hora-hombre de cada sitio durante las primeras 8 evaluaciones entomológicas del área (preintervención y primeros 3 años de vigilancia entomológica) se consideró proporcional al máximo valor posible que puede sostener cada parche, es decir, su capacidad de carga de la población de triatominos (Pellet et al. 2007).

– El número animales hospedadores disponible consideró sólo a los animales de granja (aves de corral, cerdos, cabras y ovejas) que ocupaban cada sitio. No tuvo en cuenta a perros ni gatos ya que no fueron registrados sistemáticamente durante

la preintervención, y dada su movilidad no resultaba genuina su asignación a sitios puntuales del peridomicilio. El número de hospedadores fue registrado a nivel de sitio siempre que fue posible. Sin embargo, en algunas oportunidades este dato fue registrado a nivel de vivienda. Para reconstruir el número de animales que hospedó cada sitio se utilizó la información sobre la composición de sitios del peridomicilio de cada vivienda. En general, el tipo de hospedador coincidió con el uso principal del sitio (e.g., chiqueros de cerdo generalmente albergaron cerdos, nideros de gallinas generalmente albergaron gallinas) por lo que se asumió esa misma relación para los animales sin sitio asociado. Siempre que hubo más de una estructura de cada ecotopo, los animales correspondientes de la vivienda se distribuyeron proporcionalmente entre ellos (e.g., en una vivienda con 20 cabras y dos corrales de cabras, se asociaron 10 cabras con cada corral).

- La disponibilidad de refugio de cada sitio fue categorizada entre 1 (sin refugio disponible) y 5 (máximo refugio posible) en base a los materiales de construcción y la existencia de grietas donde pudieran esconderse triatomíneos. Las personas del equipo que registraron esta variable fueron previamente entrenadas para realizar evaluaciones equivalentes.

La base de datos completa de la etapa pre-intervención consistió en 2547 sitios de 368 viviendas y 24 edificios públicos, de los cuales 2177 fueron evaluados efectivamente. La base de datos utilizada en este capítulo consideró los registros que dispusieron de información de variables estudiadas para evaluar la calidad de los parches: 814 casos con información completa de capacidad de carga, 779 con información de hospedadores, y 693 con información completa para la disponibilidad de refugio, los que también tuvieron información completa de las demás variables. Los análisis que describen la calidad de los parches se basaron en la base de datos con 693 sitios con información completa de todas las variables que compondrían la calidad. Los análisis espaciales y el ajuste y simulación del modelo metapoblacional se basaron en la base de datos más extensa que incluyó los parches para *T. sordida* (resultado del capítulo 4) con información espacial y de capacidad de carga completa: 814 sitios.

### 5.2.3 Análisis

Para implementar un modelo de función incidencia deben cumplirse ciertos requisitos: los parches que componen la red deben ser identificados como sitios potencialmente habitables por la especie estudiada; debe disponerse de la descripción espacial de la red; deben observarse simultáneamente todos los parches de la red para definir el estado de ocupado/vacío de cada uno; la red debe estar ocupada parcialmente, con parches vacíos y parches ocupados); y debe disponerse de una medida que caracterice la abundancia poblacional que puede sostener cada

parche (*calidad* del parche) (Hanski 1994). La red de parches (sitios habitables) para *T. sordida* se basa en el análisis desarrollado en el capítulo 4, que identificó ecotopos principales y ecotopos secundarios. Para poner a prueba que el patrón observado no sea producto únicamente de relaciones de distancia entre parches, se estudiarán espacialmente los parches ocupados y vacíos de la red. Se seleccionará la variable que represente mejor la heterogeneidad de la calidad de los parches entre 4 medidas posibles. La variable seleccionada será utilizada en el modelo de dinámica metapoblacional de función incidencia (Hanski 1994).

#### 5.2.3.1 Análisis espacial

Se realizaron análisis espaciales globales para evaluar la disposición espacial de los sitios habitables por *T. sordida* y los sitios ocupados por sus colonias (K-function, Ripley 1976); y la captura por unidad de esfuerzo hora-hombre en cada sitio (weighted K-function, Getis 1984). Dada la conformación espacial de las áreas rurales que se estructura con sitios agregados en viviendas, separados por distancias cortas de otras viviendas del mismo paraje, y por distancias largas de parajes vecinos con grandes extensiones de tierra destinada a producción u ocupada por bosque, no es adecuado interpretar el patrón de disposición espacial comparado contra la clásica hipótesis nula de agregación espacial total (*complete spatial randomness, CSR*). En cambio, para cada análisis comparamos el estadístico espacial correspondiente (L y Lw, versiones linealizadas de los estadísticos K y Kw) contra el que surge de analizar el patrón de puntos de las ubicaciones de los sitios, independientemente de su ocupación por *T. sordida*. Todos los análisis espaciales fueron implementados en plataforma R (versión 3.3.1) con las funciones contenidas en el paquete *spatstat* (versión 1.46-1, Baddeley et al 2015).

#### 5.2.3.3 Análisis de factores determinantes de la infestación

Las cuatro variables que compondrían la *calidad* de cada sitio se consideraron variables explicativas de la presencia y abundancia de *T. sordida* en cada sitio, para los 693 sitios. Se ajustaron modelos lineales generalizados mixtos para distribución Binomial (presencia/ausencia de *T. sordida* en cada sitio, regresión logística) y para distribución Binomial negativa (captura por unidad de esfuerzo hora-hombre de *T. sordida*, regresión de Poisson con sobredispersión), considerando la pertenencia del sitio a cada vivienda como factor aleatorio. Para la selección del mejor modelo se utilizó un enfoque de inferencia multimodelo basado en criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas, y se promediaron los coeficientes de los modelos que se encontraron a menos de 4 unidades de diferencia del mejor modelo. Se utilizó para ello la plataforma de programación R y las funciones contenidas en los paquetes *glmmadmb* (que permiten el cálculo de errores estándar utilizando la

aproximación de Laplace, lo que permite estimadores verdaderos de máxima verosimilitud) y MuMIn.

Adicionalmente se realizó un análisis multivariado de correspondencia múltiple para evaluar si las cuatro variables de *calidad* podían complementar su información y resumirse en una única variable. De ser así, los *scores* de cada sitio sobre ese eje representarían una medida superadora de la variable *calidad*. Se implementó el análisis con el paquete FactoMineR (Le et al. 2008) en R. Sin embargo, la inercia total del primer eje fue solo del 16% y la del segundo del 11%, por lo que se descartó el análisis.

#### 5.2.3.4 Análisis de modelo metapoblacional

Se ajustó un modelo de función de incidencia (*Incidence Function Model*, en adelante “IFM”), discreto y estocástico y con efecto rescate según Hanski (1994):

$$J_i = \frac{1}{1 + \frac{y'^2 * e}{S_i^2 * A_i^x}} \quad \text{Ecuación 5.1}$$

La probabilidad de ocupación, o incidencia, de cada parche de la red ( $J_i$ ) dependería inversamente de la abundancia que puede sostener ( $A_i$ ) (y entonces de su probabilidad intrínseca de extinción  $\frac{e}{A_i^x}$ ), y de la distancia que lo separa de los parches ocupados de la red, información contenida en  $S_i$ . Los parámetros  $y'$ ,  $e$  y  $x$  describen respectivamente: la forma que tiene la relación entre la distancia y la migración, la tasa de extinción, y cómo escala la extinción con el tamaño poblacional del parche (llamado a veces *estocasticidad ambiental*, una medida de cuán probable es registrar un evento de extinción en parches de buena calidad). Los 3 se asumen constantes para el sistema estudiado y no es necesario conocerlos para ajustar el modelo. El ajuste del modelo utiliza los patrones observados de ocupación como una aproximación a la incidencia.

Para simplificar la tarea de ajustar un patrón de ocupación observado al modelo de la ecuación 1, históricamente se ha trabajado sobre su expresión para obtener formas más simples. Así se han obtenido formas logísticas como la que se muestra a continuación:

$$\text{logit}J_i = \log\left(\frac{J_i}{1-J_i}\right) = \beta_0 + \beta_1 * (\log A_i) + \beta_2 * \log(S_i) \quad \text{Ecuación 5.2}$$

Con:  $S_i = \sum p * e^{-\alpha * d_{ij}} * A_j^b$

La ecuación se construye para cada par de parches  $i$  (focal) y  $j$  (cada uno de los demás parches de la red) y entre otras ventajas separa los factores que componen al modelo: posee un término estrictamente asociado al factor de extinción que depende únicamente de la *calidad* del parche y de la posibilidad de ser beneficiado por el efecto rescate; y el último término se restringe al factor de colonización, construido de acuerdo a las calidades, distancias y estados de cada uno de los demás parches de la red. Este último término depende de la calidad del parche focal y de la situación de cada uno de los demás parches de la red: la distancia que separa al parche focal de cada uno de los parches de la red, la calidad de cada uno (si pueden sostener poblaciones abundantes o pequeñas), y su estado (ocupado/vacío), ya que sólo parches ocupados por colonias pueden aportar individuos a los demás parches de la red.

En la ecuación:  $A_i$  es la capacidad de carga del parche focal  $i$  (la descripción de la calidad intrínseca del parche focal), y  $S_i$  resume la capacidad de la red de parches para colonizar cada parche  $i$ .  $S_i$  incluye a todos los parches  $j$  y se basa en las capacidades de carga y las distancias a parches ocupados (como fuentes posibles de propágulos).  $p$  define la categoría de parche vacío/ocupado tomando valores correspondientes 0/1 y anulando el término  $S$  para cada parche de la red que esté vacío y por lo tanto imposibilitado de aportar individuos que colonicen o rescaten a otros parches.  $\alpha$  describe la inversa de la capacidad de dispersión, medida en metros, y se considera constante para la especie en el modelo.  $d_{ij}$  es la distancia en metros que separa los parches de un par  $i$  y  $j$ .  $A_j$  es la capacidad de carga de cada parche  $j$  que forma el par. El exponente  $b$  escala la probabilidad de colonización con la capacidad de carga, y es generalmente tomado con el valor 1.  $S$  aumenta con la capacidad de carga ( $*A_j^b$ ) y disminuye con el aumento en la distancia entre parches ( $e^{-\alpha*d_{ij}}$ ).

El coeficiente  $\beta_0$  combina los parámetros  $e*y^2$ . Para poder separar numéricamente los valores de  $e$  e  $y^2$  es necesario establecer un valor umbral de calidad del parche ( $A_0$ ) por debajo del cual la probabilidad de extinción sea certera, es decir, 1. Dada la naturaleza de la variable capacidad de carga expresada como número de triatominos, la que no permite valores menores a 1 para parches ocupados, se considerará un valor umbral  $A_0=2$ . La sensibilidad al valor  $A_0$  elegido también será evaluada, ajustando modelos con valores  $A_0$  que vayan de 0,5 a 10. El coeficiente estimado  $\beta_2$  representa el parámetro  $x$ .

Un parche se consideró ocupado cuando se halló al menos un individuo de *T. sordida* ninfa o adulto. Se construyó la matriz de distancias euclidianas entre todos los parches de la red. Se consideró una distancia de dispersión máxima de 100 m según estudios de captura, marcado y recaptura (Schofield et al 1991). Se estudió la sensibilidad del modelo a diferentes valores de  $\alpha$ .

La variable tradicionalmente utilizada en los modelos de ocupación como resumen de máxima capacidad local de abundancia poblacional es el área del parche, asumiendo que áreas mayores pueden sostener poblaciones más abundantes (Sjögren-Gulve & Hanski 2000). Esto no es aplicable directamente a los triatominos, donde el área disponible de los sitios no necesariamente se asocia a la abundancia de las colonias que sostienen. Para este caso de estudio utilizaremos la variable construida como capacidad de carga, siguiendo el razonamiento propuesto por Pellet y colaboradores (2007) y los resultados de este capítulo. Todos los valores de capturas serán incrementados en una unidad para permitir el trabajo con logaritmos y asegurar valores positivos.

La ocupación se ajustó según el modelo de la ecuación 2, mediante regresión logística con distribución binomial y función de enlace *logit*. Adicionalmente, los parámetros fueron optimizados mediante el algoritmo de máxima verosimilitud Simulated Annealing (Moilanen 1995) sobre la ecuación 1, buscando aquellos valores que minimizaran la ecuación de verosimilitud:

$$-\sum p_i * \ln(\hat{f}_i) + (1 - p_i) * \ln(1 - \hat{f}_i) \quad \text{Ecuación 5.3}$$

La optimización utilizó funciones contenidas en el paquete GenSA (Xiang et al. 2013) en plataforma R (versión 3.3.1).

El ajuste del modelo no debe ser evaluado mediante medidas tradicionales de ajuste, ya que ese tipo de enfoque evaluaría cuánto explica el modelo del patrón de ocupación particular observado. El patrón observado es en realidad una medida que resume la dinámica de la metapoblación (Moilanen 2000) y un estado particular del proceso bajo estudio. El ajuste del modelo fue medido a través de la comparación de la incidencia ajustada por el modelo para cada parche, y la proporción de veces que cada parche esté ocupado como resultado de un proceso de simulación a largo plazo, que asegura abandonar una potencial dinámica transitoria del sistema (Moilanen et al. 1998). Para eso se desarrolló un programa iterativo estocástico que permite utilizar las incidencias ajustadas por el modelo como probabilidades, y mediante la generación de números al azar tomados de una distribución uniforme permite asignar a cada parche la condición de ocupado/vacío. A partir de la red de parches simulada para cada tiempo, es posible calcular los nuevos valores de incidencia para cada parche, los que incluyen el estado general de la red a ese tiempo en su término  $S_i$ . Con cada nuevo tiempo simulado basado únicamente en el patrón de ocupación del tiempo anterior, la simulación constituye un proceso de Markov. Se simularon 500 pasos de tiempo de la dinámica de una metapoblación, a partir del patrón de ocupación pre-intervención. Los últimos 100 tiempos se utilizaron para calcular la proporción de tiempos en los que cada parche esté ocupado, como medida de la probabilidad de ocupación de cada parche. Se espera que la relación entre las incidencias ajustadas por el modelo y las proporciones de ocupación resultado de la

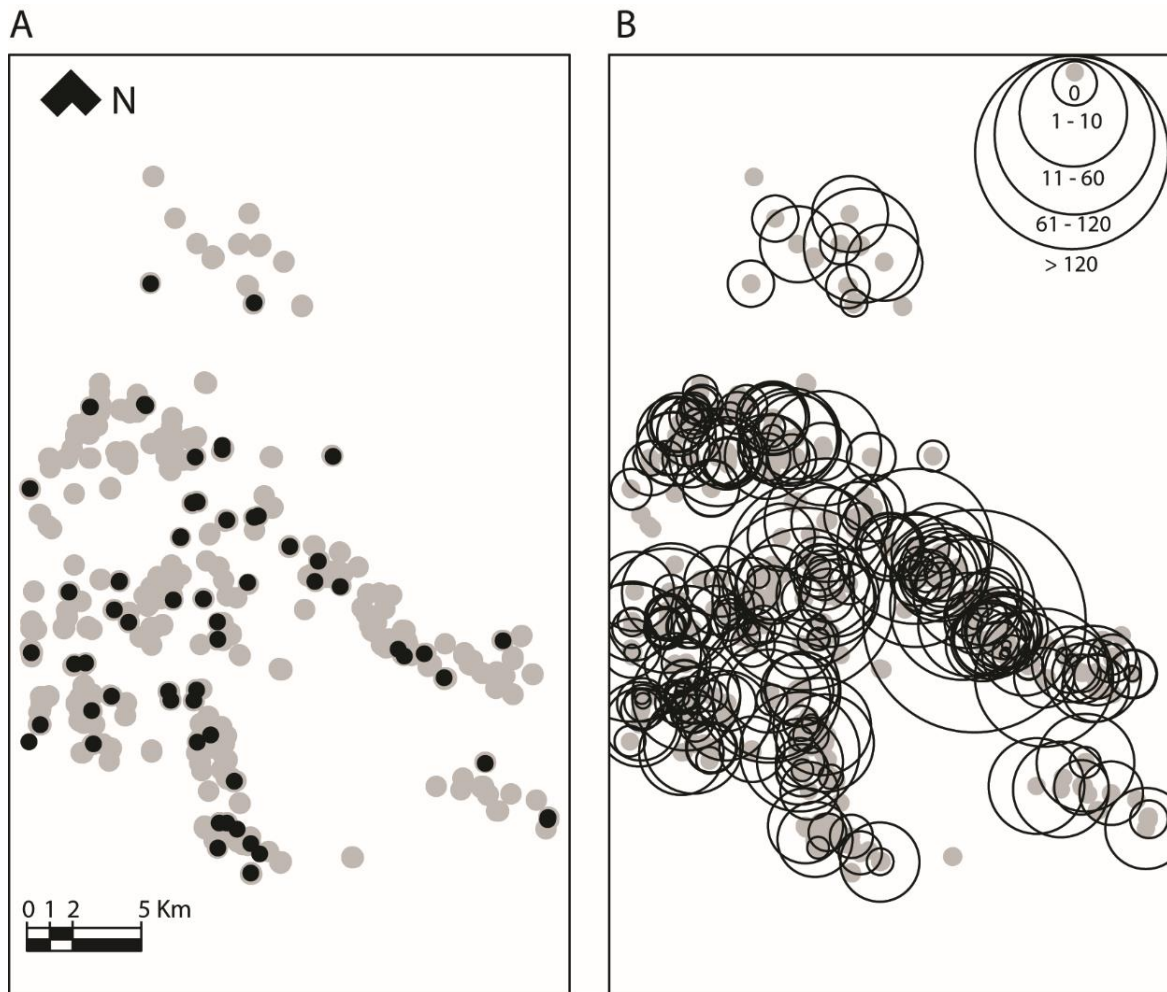


simulación a tiempo asintótico sea lineal para patrones que representan un equilibrio cuasi-estacionario. Todo el proceso fue implementado en plataforma R mediante programación, y no se hizo uso de ninguna función contenida en paquetes adicionales.

### 5.3 Resultados

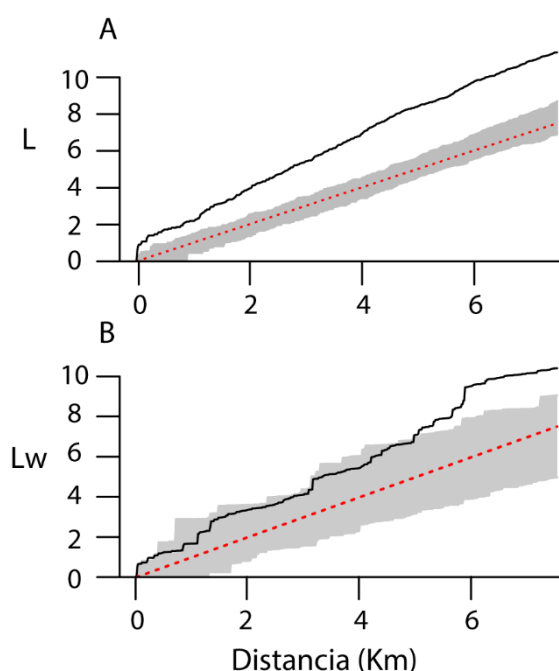
#### 5.3.1 Análisis espacial y determinantes de la infestación

Los 78 sitios ocupados por *T. sordida* estuvieron dispersos entre casi 2100 sitios vacíos de todos los tipos de ecotopo, incluyendo muchos hábitats principales y con abundante disponibilidad de aves de corral (Fig. 5.1).



**Figura 5.1** Mapa de sitios (parches) en Pampa del Indio, Chaco, 2007. **A** Parches vacíos (en gris) y ocupados (en negro) con *Triatoma sordida*. **B** Número de aves de corral a escala de sitio (círculos negros) centrados en cada sitio (puntos grises). Los puntos cercanos entre sí pueden estar solapados y no distinguirse a esta escala.

Los ecotopos habitables por *T. sordida* (principales y secundarios) mostraron agregación para todos los radios evaluados entre 0,1 y 8 km según el análisis global K de Ripley. El análisis global K para el patrón de puntos marcado según las capturas por unidad de esfuerzo hora-hombre de cada sitio se mostró aleatorio para radios menores a los 5 km, y agregado por encima de ese valor (Fig. 5.2). Esto significa que la abundancia de los sitios habitables vacíos y ocupados, separados por menos de 5 km, no se correlacionan, y es igualmente posible hallar sitios ocupados con vecinos vacíos que sitios ocupados vecinos a ocupados. La agregación registrada a radios mayores a los 5 km involucra sitios de viviendas de parajes vecinos, e implica que sí existe asociación en la infestación a una escala regional o zonal dentro del área de estudio.



**Figura 5.2** Análisis espacial global para los parches para *Triatoma sordida*, construido a partir de iteraciones de Monte Carlo sobre el patrón observado. La línea negra indica el estadístico observado; la línea roja de puntos indica el valor esperado según Aleatoriedad Espacial Total; el área gris indica el sobre de confianza.

**A** Función K-global para los sitios ocupados (L).

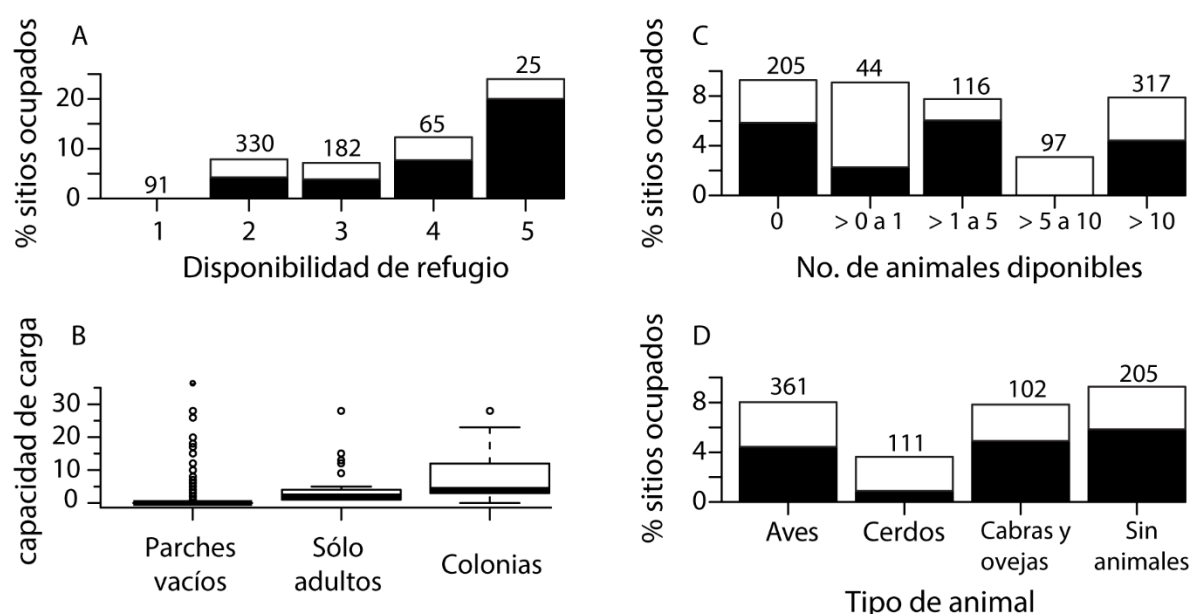
**B** Función K-global ponderada por captura por unidad de esfuerzo (Lw)

Los sitios con elevados valores de disponibilidad de refugio y de capacidad de carga fueron más frecuentemente ocupados con colonias de *T. sordida* (i.e., donde se halló al menos una ninfa) (Fig. 5.3), lo que fue registrado también analíticamente por los mejores modelos explicativos (Tabla 5.1). La ocupación de los sitios no se vio modificada por el tipo ni por el número de hospedadores animales disponibles, pero sí por la capacidad de carga y la disponibilidad de refugio. La captura total por unidad de esfuerzo por hora-hombre aumentó con el aumento de la disponibilidad de refugio, pero no estuvo asociada a la capacidad de carga, el tipo de hospedador ni su disponibilidad numérica.

**Tabla 5.1** Razón de probabilidades (Odds Ratios) de los factores incluidos en el mejor modelo lineal generalizado mixto para la presencia (distribución binomial) y captura total por unidad de esfuerzo hora-hombre (distribución binomial negativa) de *Triatoma sordida*. Los intervalos de confianza que no incluyen el 1 se señalan en negrita.

Variable	Ocupación		Captura total por unidad de esfuerzo hora-hombre		
	OR	IC <sub>95%</sub>	$\beta$	ES	IC <sub>95%</sub>
Disponibilidad de refugio	1,581	<b>1,154 – 2,165</b>	2,517	0,372	<b>1,212 – 5,226</b>
Capacidad de carga*	1,061	<b>1,0273 – 1,095</b>	1,052	0,033	0,986 – 1,123
No. de animales disponibles	1,007	0,995 – 1,018	1,007	0,013	0,982 – 1,033
Tipo de animal	no se incluyó en los mejores modelos				
aves de corral	1		–	–	–
cabras y ovejas	1,384	0,563 – 3,403	–	–	–
cerdos	0,526	0,169 – 1,640	–	–	–
sin animales	1,050	0,487 – 2,265	–	–	–

\* Los valores correspondientes al periodo pre-intervención aquí analizado fueron considerados para el análisis de ocupación de parches, pero se excluyeron para el análisis de captura por hora-hombre.



**Figura 5.3** Ocupación de parches por *Triatoma sordida* de acuerdo con cuatro variables de calidad de hábitat para todos los sitios habitables, Pampa del Indio, Chaco, 2007. En **A**, **C** y **D**: las barras negras indican colonias de triatominos, y las blancas la ocurrencia de únicamente ejemplares adultos. El número sobre cada barra indica el número de sitios inspeccionados en cada categoría. En **B** un gráfico de caja y bigotes para la capacidad de carga según los parches hallados vacíos, con sólo individuos adultos o con colonias.

### 5.3.2 Modelo metapoblacional de Función Incidencia y simulación

El grupo de datos para los sitios habitables por *T. sordida* (814 sitios: 64 ocupados y 750 vacíos) fue ajustado al IFM. El parámetro ajustado  $x$  (Tabla 5.2) mostró valores mayores a 1, lo que sugiere la existencia de un valor umbral en la calidad del sitio que previene la extinción local, y un ambiente relativamente constante. El valor  $x$  ajustado es independiente del umbral de extinción  $A_0$  fijado para poder separar las constantes asociadas  $e$  y  $y^2$ . Los valores máximos de incidencia ajustados por el modelo se localizaron en ubicaciones centrales de la red de parches, donde las distancias que separan a los parches entre sí son cortas (Fig. 5.4).

**Tabla 5.2** Resultados del ajuste del modelo función de incidencia al patrón de ocupación de parches con *T. sordida* observado en Pampa del Indio, Chaco, 2007, teniendo en cuenta todos los ecotopos habitables y sólo los hábitats principales.

Parámetro	Principales + secundarios	Principales
No. de parches en la red	814	497
Proporción ocupada observada	0,079	0,095
Distancia (m) al vecino más cercano: media (ES)	44,3 (4,4)	109,5 (12,4)
$A$ promedio (capacidad de carga)	1,62	2,23
$S$ promedio <sup>a</sup>	4,73	6,87
$\alpha^b$	10	10
$x$ (ES) <sup>c</sup>	1,33 (0,14)	1,15 (0,15)
$e \cdot y^2$ (ES) <sup>d</sup>	-3,4 (0,21)	-3,32 (0,25)
<i>Deviance</i> del modelo	25,83%	28,38%

<sup>a</sup> Capacidad promedio de la red de parches (excluyendo el parche focal  $i$ ) de emitir propágulos y colonizar otros parches.

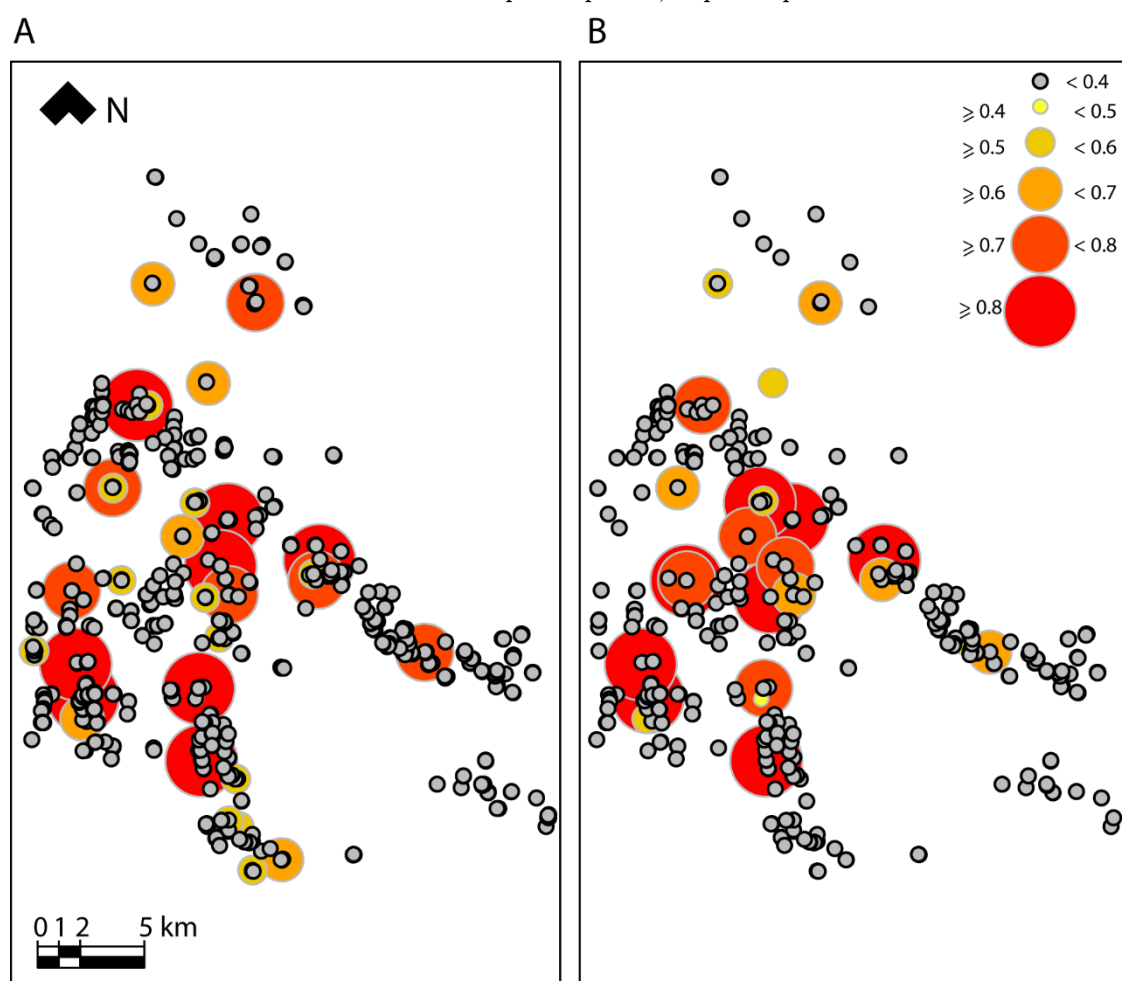
<sup>b</sup> Inversa de la capacidad de dispersión.

<sup>c</sup> Protección contra la estocasticidad ambiental.

<sup>d</sup> Constantes para la relación entre la extinción y la capacidad de carga ( $e$ ), y entre la capacidad de colonización y migración ( $y$ ).

El IFM ajustado para la red de parches restringida a hábitats principales para *T. sordida* (497 sitios: 47 ocupados y 450 vacíos) presentó estimaciones de parámetros similares al que incluyó todos los ecotopos habitables (principales más secundarios). La distancia media al vecino más cercano difirió entre ambas redes de parches, con valores cercanos a los 40 m para la que incluyó todos los ecotopos habitables, y mayores a los 100 m para la que consideró sólo los principales (prueba

de  $t = -4,94$ ,  $df = 623$   $p < 0,01$ ), lo que excede el valor elegido como máxima capacidad de dispersión. Un análisis detallado a nivel de parche reveló que aquellos con incidencia alta para la red que incluyó sólo los hábitats principales mantuvieron sus valores relativos altos cuando se consideró en la red a los ecotopos habitables en general. Sin embargo, no ocurrió igual con la situación inversa: al excluir los hábitats secundarios en el modelo que consideró todos los ecotopos habitables, algunos hábitats principales que presentaron alta incidencia vieron sustancialmente reducidos sus valores respecto al modelo de hábitats principales. Esto sugiere que las diferencias observadas no se deberían tanto a la calidad de los sitios (principales vs. secundarios) como a las distancias que existe entre ellos y que se modifican sustancialmente al considerar sólo principales, o principales más secundarios.

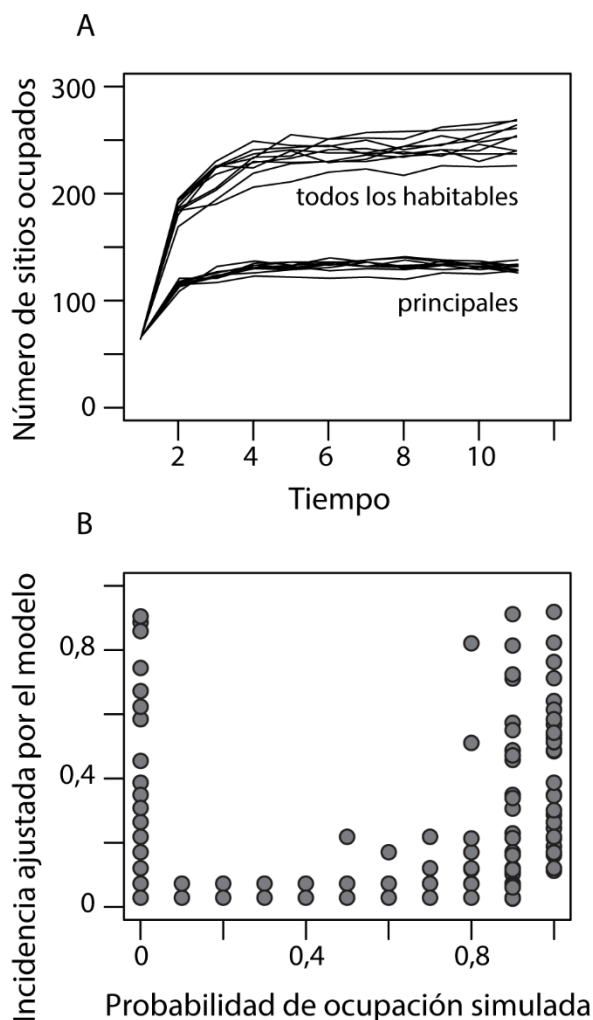


**Figura 5.4** Mapa de incidencia de ocupación para *Triatoma sordida* basado en la ocupación de parches observada en Pampa del Indio, Chaco, 2007, para todos (A) y los principales (B) sitios adecuados. El tamaño y la escala de grises indican incidencias ajustadas con probabilidades menores a 0,4 en círculos vacíos, y mayores 0,8 en negro.

Los parámetros ajustados por los modelos permitieron simular prospectivamente la dinámica metapoblacional (Tabla 3.3). Cuando se consideraron todos los ecotopos habitables la simulación mostró un marcado aumento en la proporción de parches ocupados y alcanzó un equilibrio en los 273, lo que cuadruplica la ocupación observada inicialmente (Fig 3.6 A). La fracción de parches ocupada fluctuó relativamente poco una vez alcanzado ese valor. Las probabilidades simuladas y las incidencias ajustadas por el modelo no coincidieron (Fig 3.6 B), lo que resulta esperable dado el gran aumento en la fracción de parches ocupados. Estos resultados fueron fuertemente dependientes de la capacidad de dispersión asignada a *T. sordida*: Cuando su capacidad de dispersión se fijó en 10 m ( $\alpha = 100$ ) el número de parches ocupados permaneció alrededor de 60, pero incluso en esta situación las probabilidades simuladas y las incidencias ajustadas por el modelo no coincidieron.

Las simulaciones que consideraron sólo los hábitats principales revelaron un leve aumento en la proporción de parches ocupados hasta alcanzar un valor de equilibrio de alrededor 120 parches ocupados. A pesar del aumento en la distancia entre parches como consecuencia de considerar sólo los hábitats principales, el parámetro  $S$  que refleja la contribución potencial de cada parche de la red como fuente de propágulos aumentó en un 45%. Nuevamente las probabilidades simuladas y las incidencias ajustadas por el modelo no coincidieron.

La interpretación de los coeficientes ajustados para la relación entre la tasa de extinción y la capacidad de carga ( $e$ ) y entre la capacidad de colonización y la de migración ( $y$ ) depende del valor  $A0$  elegido y debe ser tomado con cautela. Sin embargo, los valores  $y$  ajustados por los modelos resultaron elevados incluso al considerar una capacidad de dispersión de *T. sordida* de 1 km y variar los valores de  $A0$  entre 0,5 y 10, lo que refleja una probable limitada capacidad de colonización (establecimiento) de *T. sordida*.



**Figura 5.5** Resultados de la simulación de dinámica metapoblacional con los parámetros ajustados por el modelo IFM y en base al patrón de ocupación de *Triatoma sordida* observado en Pampa del Indio, Chaco, 2007. **A** Ocupación de parches para 10 simulaciones de la metapoblación utilizando los parámetros de la Tabla 3 y con  $A_0$  igual a 2 triatominos, para todos los ecotopos habitables (principales + secundarios, arriba) y para los principales (abajo). Se muestran sólo los primeros 10 pasos de tiempo ya que el número de parches ocupados permaneció igual hasta el final de la simulación. **B** Relación entre probabilidades de ocupación de cada parche obtenidas mediante la simulación (eje x) y las incidencias ajustadas por el modelo para el patrón de ocupación observado, para todos los ecotopos habitables. La relación obtenida al considerar sólo los principales fue equivalente.

## 5.4 Discusión

Los resultados de este capítulo permiten interpretar un patrón de infestación de *T. sordida* infrecuente: el resultado de más de una década sin mayores disturbios, lo que podría entenderse como la capacidad máxima de ocupación de esta especie en el Chaco húmedo. El sistema ecológico de *T. sordida* que habita en una red de sitios habitables definidos, con posiciones precisas en el espacio que definen distancias, y características individuales que se asocian a la probabilidad de infestación, es ideal para estudiar bajo la teoría de metapoblaciones. Del análisis realizado surgen hallazgos novedosos y relevantes para la relevancia epidemiológica de *T. sordida* en el área de estudio y la región.

Las variaciones en la ocurrencia y captura total de *T. sordida* no fueron explicadas por el tipo ni número de animales hospedadores a pesar de la ampliamente distribuida presencia de aves de corral y hábitats usados por ellas, contrario a lo esperado y a resultados para la especie hermana *Triatoma garciabesi* en el Chaco seco (ver capítulo 3). La cantidad de animales hospedadores puede sufrir grandes variaciones temporales dependiendo de su tasa de ingreso a la vivienda (por nacimientos y adquisición de animales) y egreso (por consumo familiar, venta y mortalidad), brotes de enfermedades (especialmente en las gallinas), y variaciones interanuales en la economía familiar y regional. Debido a esto, el uso de valores de animales tomados a partir de medidas puntuales en el tiempo puede no resultar adecuado para representar la calidad de un sitio a largo plazo. Los resultados de este trabajo señalan que los hábitats principales para *T. sordida* están ocupados por gallinas, y sin embargo el tipo y cantidad de animales hospedadores no puede explicar las variaciones en la infestación a nivel de sitio, lo que sugiere que el número de hospedadores *per se* es insuficiente para definir la probabilidad de ocurrencia de *T. sordida*.

La disponibilidad de refugio estuvo asociada fuertemente con la fracción de sitios ocupados con *T. sordida* y con la captura total por hora-hombre. En línea con estos hallazgos, en gallineros experimentales que albergaron 1 gallina, la trayectoria y tamaño poblacional final de *T. infestans* dependió de las características estructurales del sitio, que se categorizaron de acuerdo con la disponibilidad de refugio (Cecere et al. 2003). Las características estructurales del hábitat (i.e., material de construcción, tamaño) se consideraron un factor determinante para la ocurrencia de *T. sordida* y de otros triatomíneos silvestres (Rossi et al. 2015, Walter et al. 2005), reforzando el vínculo entre la presencia de triatomíneos silvestres y los materiales de construcción similares a los que pueden encontrarse en hábitats silvestres (Gajate et al. 1996).

La capacidad de carga de los sitios estuvo fuertemente asociada con la fracción de parches ocupados con *T. sordida* pero no con la captura total por hora-hombre, lo que sugiere que las poblaciones de mayor abundancia no necesariamente persisten como tales en el tiempo durante la vigilancia entomológica. Estos hallazgos son coincidentes con la idea de que las poblaciones silvestres de triatomíneos presentan bajos umbrales de sensibilidad a los disturbios y por lo tanto, serían susceptibles a la extinción local debido a los rociados con insecticidas piretroides destinados a controlar a *T. infestans*, como ya se ha visto en el capítulo 4.

La limitada ocupación de *T. sordida*, a pesar de la disponibilidad y proximidad de ecotopos habitables, apoya la existencia de una dinámica metapoblacional estocástica dirigida por variaciones en el hábitat (destrucción o modificación estructural de los sitios) e inestabilidad en las fuentes de alimentación disponibles a



lo largo del tiempo. Ambos procesos pueden conducir a eventos de alimentación de menor frecuencia y volumen, lo que aumentaría la competencia (Schofield 1994), la tasa de extinción local, y la de emigración desde parches ocupados. Además, *T. sordida* tiene una capacidad dispersiva y de colonización aparentemente limitadas (Schofield et al. 1991, Noireau et al. 1999), sugerida por la falta de asociación entre sitios vecinos a menos de 5 km de distancia, ya registrada para otros triatominos silvestres del Chaco seco (Cavallo et al. 2016).

Las simulaciones fueron incapaces de recuperar la información ajustada por IFM, sugiriendo que la ocupación inicial observada representa un estado transitorio y no un estado estacionario o de equilibrio. Si bien la historia de disturbios es invisible a los datos puntuales de ocupación utilizados aquí, el largo período libre de rociados masivos con insecticida podría también no ser suficiente para que el sistema alcanzara el equilibrio en la fracción de parches ocupados. El patrón observado podría ser un estado puntual en una tendencia determinística climática y regional, o deberse a la estocasticidad ambiental que mantiene la ocupación en un estado inicial hacia el equilibrio. Una combinación de ambos procesos tampoco pudo descartarse.

Que la fracción de parches ocupados con *T. sordida* se cuadruplique al considerar todos los ecotopos habitables en la simulación indica que esta especie puede potencialmente aumentar su ocupación a la escala del área de estudio, sobre todo si consideramos las fuentes silvestres de *T. sordida* que han sido halladas en el bosque circundante de las viviendas de esta área (Alvarado-Otegui et al. 2012). Muchos factores pueden contribuir a explicar la diferencia entre la fracción de parches ocupados observada y la simulada: capacidad de dispersión, hábitats que cumplen diferentes funciones, dinámica poblacional, estocasticidad, y detectabilidad. Evaluaremos cada uno:

- La capacidad de dispersión elegida para el ajuste y simulación de dinámica metapoblacional se basó en resultados obtenidos para *T. sordida* provenientes del sudeste brasileño (Forattini et al. 1973, 1979) y del norte argentino (Schofield et al. 1991). En ambos casos se marcaron y liberaron triatominos que fueron recapturados a distancias que superaron los 50 m desde el punto de liberación, y se asumió que los individuos no encontrados representaron movimientos superiores a los 100 m. Un individuo marcado fue recuperado a 240 m del punto de partida (Forattini et al. 1973). Durante el vuelo no ha sido identificada ningún tipo de capacidad de orientación para *T. sordida* ni para *T. infestans* (Schofield et al. 1991, 1992, Castillo-Neyra et al. 2015), excepto por el efecto atractor de la luz blanca (Minoli y Lazzari 2006), que sin embargo dependió del tipo y cobertura de vegetación circundante. De esta forma es esperable que una gran parte de los vuelos radiales sin dirección precisa, efectuados por triatominos adultos, alcancen ecotopos no habitables y no puedan establecerse.

- Las predicciones del modelo metapoblacional IFM fueron sensibles a los valores asumidos de capacidad de dispersión ( $\alpha^1$ ) e insensibles al umbral de extinción  $A0$ , lo que es compatible con que *T. sordida* posea una limitada capacidad de colonización. Los resultados contrastantes de las simulaciones considerando redes de parches con todos los ecotopos habitables o con sólo los hábitats principales (donde se predijo un aumento leve de la ocupación), indican que las distancias entre parches serían de mayor relevancia para la dinámica de ocupación de *T. sordida* que la calidad del hábitat.

- La existencia de distancias largas entre sitios fue capaz de prevenir la invasión por *T. sordida* en estructuras artificiales, sin sitios susceptibles a la invasión en posiciones intermedias (200 a 600 m, Forattini et al. 1979). Hábitats infrecuentes como árboles muertos podrían funcionar como *stepping stones* o puntos intermedios durante los eventos de dispersión (Moilanen et al. 1998). Las simulaciones que consideraron sólo hábitats principales versus todos los ecotopos habitables difirieron en la distancia entre sitios pero también en el número total de parches que compusieron la red. Sin embargo, el patrón de ocupación inicial sólo presentó 17 sitios secundarios ocupados de 317, con capacidades de carga por parche menores a las de los hábitats principales; así, la contribución de los hábitats secundarios a la colonización durante los primeros pasos de la simulación se espera que sea baja. A medida que la simulación avanzó, los sitios secundarios vacíos fueron alcanzados por propágulos provenientes de hábitats principales, y pudieron emitir a su vez propágulos que colonizaron hábitats vecinos principales y secundarios a una distancia promedio de 40 m. En cambio, en la simulación restringida a hábitats principales, sólo fueron posibles los eventos de colonización que involucraron hábitats principales entre sí mediante dispersión a través de distancias que superaron los 100 m promedio. Aunque el aumento en la distancia entre parches debería provocar la disminución del parámetro  $S$ , se verificó un aumento del 45%, poniendo de manifiesto que la capacidad de carga en hábitats principales superó ampliamente la de los hábitats secundarios, de tal manera e intensidad que compensó el aislamiento entre parches. Por lo tanto, los hábitats secundarios podrían jugar un rol importante como *stepping stones* permitiendo la dispersión de triatominos a través de la red. Su relevancia para el establecimiento (i.e., la fundación de una colonia) puede ser mayor que para la colonización (i.e., completar un ciclo reproductivo) (Abad-Franch et al. 2010b).

- La dinámica poblacional implementada para *T. sordida* en el modelo IFM incluye muchas variables constantes en el tiempo (e.g., fundación y colonización, desarrollo vital, tasas de inmigración específicas por sexo). La inclusión de tasas vitales estructuradas por estadios, que permitirían tener en cuenta el prolongado tiempo de desarrollo (de aproximadamente un año para esta especie) y la estructura

de sexos de la población (relevante para la dispersión por vuelo y la fundación de colonias), permitiría un escenario más realista que conduciría a un pronóstico de ocupación menor al observado en la simulación.

- La estocasticidad crea una dinámica de permanente disturbio que reduce la ocupación de *T. sordida*. Los hábitats del peridomicilio están sujetos a modificaciones aperiódicas que incluyen la reconstrucción, destrucción, cambios en la posición relativa en el peridomicilio, y en su función principal, y a variaciones meteorológicas y ambientales fuertes (i.e., estocasticidad ambiental). Adicionalmente, la estocasticidad demográfica es particularmente relevante para las poblaciones pequeñas de *T. sordida* y puede contribuir a extinciones locales y fallas en la colonización. Estos fenómenos podrían mantener la ocupación por debajo de su capacidad máxima.

- La detección imperfecta es una conocida fuente de error en información basada en presencia/ausencia, que lleva a la subestimación de la abundancia, preferencias de hábitat, coexistencia y ocupación (MacKenzie et al. 2006, Abad-Franch et al. 2010a). Este problema se ve incrementado cuando la probabilidad de detección (y de captura) de un individuo está positivamente asociada con la abundancia real de la población local, en especial en poblaciones recientemente establecidas (y pequeñas). Este estudio representa un análisis retrospectivo donde la probabilidad de detección original es desconocida. Sin embargo, dado la década o más transcurrida desde la última campaña de control vectorial y los esfuerzos de búsqueda sistematizados y exhaustivos, sería esperable que las poblaciones establecidas de triatominos hubieran alcanzado números detectables. Además, las poblaciones recientemente fundadas o muy pequeñas (probablemente no viables) podrían no reflejar la ocupación a largo plazo (asintótica), y por lo tanto serían menos relevantes para identificar los hábitats claves para la ocupación de *T. sordida*.

Algunos aspectos adicionales limitan el alcance de los análisis realizados. A pesar del esfuerzo empleado durante los relevamientos en las viviendas, es posible que exista un subregistro de los sitios potencialmente ocupables por *T. sordida*. Esto resulta sumamente relevante para el ajuste de IFM, que requiere la completa enumeración de los hábitats potenciales. Por ejemplo, la inclusión de todos los árboles en los pequeños parches de bosque que existen entre las viviendas (de los cuales sólo unos pocos estarían ocupados por *T. sordida*) reduciría la incidencia ajustada por el modelo para cada parche. En segundo lugar, a pesar de que la mitad de los habitantes del área declararon aplicar insecticidas en baja concentración (Gurevitz et al. 2011), estas aplicaciones se restringieron a las estructuras del domicilio, ocurrieron en forma esporádica y no sistemática, con lo cual resulta poco probable que afecten el establecimiento y la persistencia de las poblaciones de *T. sordida*. En tercer lugar, un requisito para la correcta interpretación del IFM es que

la ocupación observada utilizada para el ajuste se encuentre en equilibrio dinámico entre la extinción y la colonización (Hanski 1994), en un estado de cuasi-estabilidad. Si bien el sistema estudiado no sufrió disturbios en los 10-11 años anteriores que afectaran los parches de la red o la matriz (rociados masivos, cambios en el paisaje, etc.) y eso se considera suficiente para asumir un estado de cuasi-estabilidad del sistema (Moilanen 2000), podría ocurrir que las poblaciones de triatominos se vean afectadas por otros factores no considerados aquí y que provocan que el estado de ocupación observado forme parte de una tendencia temporal de cambio, la que conduciría irremediabilmente a parámetros que no representan al sistema. El asumir una situación de cuasi-estabilidad es una elección conservadora cuando no hay evidencia de disturbios recientes, pero podría no ser adecuada.

Este estudio posee implicancias para la investigación y el control vectorial. Los triatominos estudiados en este capítulo resultan más compatibles con *T. sordida Argentina* que con *T. sordida sensu stricto*, sugerido por su fuerte asociación con hábitats peridomésticos utilizados por gallinas en el capítulo anterior, y por una distribución espacial aleatoria a nivel de sitio, opuesto a lo que ocurre con *T. sordida* proveniente de Brasil donde los adultos persisten sólo por breves períodos en colonias recién fundadas, emigran rápidamente y generan así focos de infestación con agregación espacial a escala de sitio (Forattini et al. 1975). El adecuado manejo de las estructuras del peridomicilio es fundamental para prevenir su colonización (Guhl et al. 2009) y permitir la detección temprana de nuevas colonias. *T. sordida* es ubicua dentro de su rango nativo de distribución, y las poblaciones peridomésticas estarían conectadas con las poblaciones silvestres que podrían contribuir al proceso de (re)invasión (Waleckx et al. 2015). Los hábitats centrales donde se registraron las mayores incidencias de ocupación coincidieron espacialmente con un foco local de infección por *T. cruzi* en *T. sordida* de peridomicilio (Macchiaverna et al. 2015) y en pequeños mamíferos silvestres (Orozco et al. 2013, 2014). Estos encuentros ponen de manifiesto el proceso de contacto que subyace entre *T. sordida*, *T. cruzi* y hospedadores vertebrados en hábitats peridomésticos y silvestres. La identidad taxonómica y relevancia de *T. sordida* como vector secundario de *T. cruzi* en un contexto de cambios de uso de la tierra y deforestación del Gran Chaco requiere aún investigación.

## 6. Interacciones entre especies de triatominos

---

### Resumen

Se ha postulado que *T. infestans* tiene capacidad para desplazar competitivamente a otras especies de triatominos debido a su capacidad para consumir mayor volumen de sangre en menos tiempo que otras especies. Esto le habría asegurado el establecimiento de colonias en las viviendas rurales de todo el rango geográfico que ocupa. Las interacciones negativas entre *T. infestans* y otras especies secundarias podrían explicar que las colonias mixtas sean tan infrecuentes. Las poblaciones de *T. infestans* en las dos áreas de estudio de esta tesis han disminuido sustancialmente debido a las intervenciones de control vectorial. Si las poblaciones de triatominos secundarios se encontraban desplazadas por *T. infestans*, es esperable que al retroceder esta especie los triatominos secundarios pudiesen aumentar su ocupación y abarcar ecotopos normalmente ocupados por *T. infestans*. El objetivo principal de este capítulo consiste en describir los patrones de ocurrencia separada y simultánea de *T. sordida* y *T. infestans* en el chaco húmedo, y de *T. garciabesi*, *T. infestans* y *T. guasayana* en el chaco seco, y evaluar si los patrones de infestación y abundancia observados conjuntamente a escala de sitio y de vivienda son compatibles con la hipótesis que plantea la existencia de interacciones negativas entre las especies. A nivel de sitio, analicé la frecuencia de infestación por ecotopo para cada especie con tablas de contingencia de tres vías con pruebas de independencia y homogeneidad. A nivel de vivienda realicé mapas con las abundancias más altas de cada especie durante la vigilancia epidemiológica, y analicé la asociación espacial que tienen entre sí las viviendas infestadas alguna vez con cada especie. La infestación por distintas especies se asoció positivamente a nivel de sitios y sólo en un caso la distribución fue independiente. No se encontró ninguna asociación negativa entre la ocupación de especies diferentes. Las habitaciones de las personas sólo sufrieron infestaciones casuales de los triatominos secundarios, mayormente por individuos adultos, que no aumentaron a lo largo del período de control de *T. infestans*. La infestación por diferentes especies a nivel de vivienda también se asoció positivamente a distancias de hasta 500 m según la especie. En el chaco húmedo se observó que pre-intervención, la infestación a nivel de vivienda a distancias grandes estuvo en repulsión, mientras que durante la vigilancia entomológica este patrón pasó a ser agregado. La evidencia obtenida no apoya que existan efectos antagónicos entre *T. infestans* y los triatominos secundarios, al menos a las abundancias registradas durante la vigilancia entomológica. Las asociaciones positivas entre triatominos secundarios y *T. infestans* sugieren que la infestación por cualquiera de las especies estudiadas a nivel de sitio y de vivienda podría funcionar como indicador de sitios eventualmente habitables por *T. infestans*. Esto podría tener una aplicación en salud pública para identificar zonas con viviendas bajo un mayor riesgo potencial de infestación por el principal vector.

## 6.1 Introducción

El patrón de ocupación diferencial por ecotopos observado para los triatomíneos en cada área de estudio es compatible con la partición de nicho esperada por competencia interespecífica (distribución en tablero de damas o “checkerboard”, Diamond 1975). Este patrón puede ser el resultado de las interacciones negativas que existen con otras especies que provocan la exclusión de alguna de ellas de ciertas condiciones habitables posibles (la competencia interespecífica propiamente dicha), pero también podrían ser el resultado de las características intrínsecas de cada especie operando en un ambiente espacial y temporalmente variable o heterogéneo. La competencia interespecífica actual podría no ser la responsable unívoca del patrón observado.

La competencia entre poblaciones de diferentes especies como proceso responsable de modelar las relaciones entre las especies ha sido ampliamente debatida a lo largo de la historia de la ecología. Su rol ha sido considerado estructurante de las comunidades por muchos autores que sostienen que la competencia entre especies actúa a escala de tiempo evolutivo (Diamond 1978), y que está probada ante todo en ambientes constantes (como los trópicos) y con escasas relaciones tróficas (como las islas) (Schoener 1983). En contraste, muchos otros han argumentado que los mecanismos responsables de las variaciones temporales y espaciales observadas son compatibles con variaciones ambientales en ambientes fluctuantes (Wiens 1977). Las variaciones ambientales o la existencia de otras interacciones entre especies, como la depredación, provocarían que las poblaciones se encontraran por debajo de su capacidad de carga y por lo tanto, lejos del dominio donde la competencia interespecífica, de ocurrir, lo haría con intensidad suficiente (Schoener 1982) como para conducir al desplazamiento competitivo si se extendiera por tiempo suficiente.

La competencia interespecífica ha sido abordada experimentalmente para algunas especies simpátricas de triatomíneos en un intento por explicar por qué son tan poco frecuentes las colonias mixtas en ambientes domésticos y peridomésticos (Espinola et al. 1983, Oscherov et al. 2001, 2004). Sin embargo, las interacciones que pueden darse entre triatomíneos que habitan en simpatria y sus posibles consecuencias a nivel de dinámica poblacional y riesgo de invasión sobre distintos tipos de ecotopos son mayormente desconocidas.

Se ha postulado que *T. infestans* tiene capacidad para desplazar competitivamente a otras especies de triatomíneos, debido a su capacidad para explotar los recursos alimenticios consumiendo mayor volumen de sangre que otras especies, lo que permitiría menores tiempos de desarrollo entre estadios ninfales y al adulto, y mayores fecundidades (Pereira et al. 2006). El desplazamiento de otras especies por *T. infestans* ha sido estudiado a escala regional e histórica (con *T.*

*sordida* en Bolivia, Noireau et al. 1996, Pereira et al. 2006), en laboratorio (con *T. sordida* en Argentina, Bar et al. 1994) y desde modelos matemáticos que se alimentan de las tasas que describen la fecundidad y supervivencia de colonias silvestres y domésticas de *T. infestans* en Bolivia (Lardeaux 2013).

*T. sordida* y *T. infestans* son los dos triatominos más abundantes en el Chaco húmedo argentino. En áreas silvestres sólo se encuentran individuos de *T. sordida* y *Pastrongylus geniculatus*, constituyéndose *T. sordida* en el principal candidato a sostener el ciclo silvestre de transmisión de *T. cruzi* (Macchiaverna et al. 2015; Bar et al. 1996), con la potencialidad de invadir y reinvadir las viviendas a partir de fuentes silvestres (Damborsky et al. 2001). El ensamble de triatominos que habitan en simpatria en el peridomicilio de las viviendas rurales en Santiago del Estero incluye a *T. infestans* tanto en áreas de domicilio como de peridomicilio, y a *T. guasayana* y *T. garciabesi* en el peridomicilio. Poco se sabe sobre las posibles interacciones que podrían darse en los sitios donde coinciden las diferentes especies, o si la distribución observada es la consecuencia de interacciones antagónicas y su variación en el tiempo bajo acciones de control con insecticidas que mantienen abundancias poblacionales bajas.

Los ensambles de especies estudiados en esta tesis tienen como uno de sus componentes a *T. infestans*, la principal candidata a excluir a las demás especies en condiciones de recursos limitantes. Dado que las poblaciones de *T. infestans* están retrocediendo en el Gran Chaco desde hace décadas debido a las sucesivas campañas de control desde el inicio del uso del gamexane hacia finales de los 1940s y más recientemente por la iniciativa del Cono Sur y otros cambios en el uso de la tierra y organización del área rural, cabe preguntarse si este retroceso sólo liberará de triatominos a los ecotopos tradicionalmente ocupados por esta especie (en el caso que las especies de triatominos ocupen ecotopos determinados por las características ambientales a las que se hayan mejor adaptadas); o si permitirá que puedan avanzar sobre otros ecotopos del peridomicilio e incluso las habitaciones de las personas (en el caso que el principal determinante del patrón de ocupación sea intrínseco, debido a interacciones entre las especies). Distinguir cuál de los escenarios es más plausible cobra relevancia para anticipar las medidas que debería implementar el sistema de salud pública frente a los triatominos secundarios que esperan en el peridomicilio de la vivienda rural del Gran Chaco.

#### 6.6.1 Objetivos e hipótesis

El objetivo principal de este capítulo consiste en describir los patrones de ocurrencia separada y simultánea de *T. sordida* y *T. infestans* en el chaco húmedo, y de *T. garciabesi*, *T. infestans* y *T. guasayana* en el chaco seco, y evaluar si los patrones de infestación y abundancia observados conjuntamente a escala de sitio y

de vivienda son compatibles con la existencia de interacciones negativas entre las especies. La disminución de *T. infestans* durante la etapa de vigilancia entomológica permitirá analizar los cambios temporales de la infestación de cada especie secundaria.

#### Hipótesis

Las distintas especies de triatomíneos secundarios que habitan en simpatria con *T. infestans* pueden interactuar entre ellas negativamente.

#### Predicciones

- a. Los sitios con focos de infestación mixtos (dos especies) serán menos frecuentes que los esperados por azar, compatible con un patrón espacial de infestación segregado por especie.
- b. La infestación de las habitaciones de personas por triatomíneos secundarios aumentará durante la etapa de vigilancia entomológica.
- c. La infestación y abundancia de los triatomíneos secundarios a nivel de vivienda aumentará durante la etapa de vigilancia entomológica.

## 6.2 Materiales y métodos

Se utilizaron las bases de datos elaboradas para los capítulos 3 y 4 que consisten en las series temporales de abundancia relativa en base a capturas por unidad de esfuerzo hora-hombre de *T. garciabesi* en el Chaco seco (capítulo 3) y *T. sordida* para el Chaco húmedo (capítulo 4). A esas bases de datos se agregó la información correspondiente a la presencia y abundancia de las demás especies halladas por el mismo método durante las evaluaciones. Se consideró por separado la situación de infestación previa a la intervención masiva del sistema en Pampa del Indio (2007).

### 6.2.1 Análisis a nivel de sitio

Analicé la frecuencia de infestación de cada sitio para todas las especies del ensamble de triatomíneos de cada área de estudio. Los sitios se categorizaron de acuerdo con la importancia relativa de cada ecotopo para las especies abordadas en los capítulos previos. Se construyó una tabla de contingencia  $xyz$  donde se clasificaron los sitios evaluados según la presencia de cada par de especies (dimensiones  $x$  e  $y$  de la tabla) y el tipo de ecotopo (dimensión  $z$ ). Cuando el número de sitios clasificado en una determinada categoría fue nulo, se lo agrupó con otro tipo de ecotopo. Para Pampa del Indio se tuvo en cuenta sólo el par de especies *T. infestans* - *T. sordida*, y para Amamá se estudiaron por separado los pares *T. infestans* - *T. garciabesi*, *T. guasayana* - *T. garciabesi*, y *T. infestans* - *T. guasayana*.



De cada tabla de contingencia se estudió la independencia entre sus variables  $x$  e  $y$  dada la estratificación según  $z$  (i.e., independencia condicional). Para eso utilicé la prueba de Cochran–Mantel–Haenszel cuya hipótesis nula es que la razón de probabilidad entre las variables  $x$  e  $y$  son iguales a 1 (señalan independencia entre esas variables) para todos los niveles de  $z$ . En este caso, la ocupación de un mismo sitio por dos especies de triatominos sería independiente para cada tipo de ecotopo. Cuando la independencia condicional no existe (hay asociación entre las variables) y se rechaza la hipótesis nula de la prueba de Cochran – Mantel – Haenszel, puede deberse a dos situaciones diferentes: puede que la relación de probabilidades entre  $x$  e  $y$  sea diferente a 1, pero igual para todos los niveles de  $z$ . Este caso se llama *asociación homogénea* entre variables, e implica que no existe interacción con la tercera variable  $z$ . Pero también puede ocurrir que la relación de probabilidades entre las dos variables  $x$  e  $y$  sea diferente de 1 y diferente según cada nivel de la variable  $z$ . En esta situación existe una interacción triple entre las variables. La interacción triple será puesta a prueba mediante la prueba de Woolf cuya hipótesis nula es la igualdad de razones de probabilidades (OR, Odds ratio) entre estratos (Quinn & Keough 2002).

Para el área de estudio Amamá, me basé en los resultados del capítulo 3 para estudiar por separado los patrones de coexistencia de focos de infestación en los ecotopos principales: árboles (con gallinas al momento de la evaluación o no), nidos, y corrales de gallinas; agrupé los ecotopos secundarios: corrales de cabras y ovejas, chiqueros de chanchos y corrales de vacas y caballos, y consideré agrupados a todos los demás como de baja importancia.

Para el área de estudio en Pampa del Indio la categorización de ecotopos fue ligeramente diferente para la etapa de vigilancia entomológica (2008 a 2010) y para la etapa previa a la intervención (2007, capítulo 4). Para la vigilancia (2008–2010), las categorías se basaron en ecotopos principales: nideros y árboles; secundarios: corrales de gallinas, de cabras y ovejas, y chiqueros de cerdos; las trojas se consideraron por separado, e inhabitables a todos los demás ecotopos. Para la etapa previa a la intervención masiva (2007) se consideraron las categorías: ecotopos principales: árboles, nideros y corrales de gallinas; se agruparon los ecotopos secundarios: corrales de cabras y ovejas y chiqueros de chanchos, y se consideraron inhabitables a todos los demás.

Para evaluar si la ocupación específica por ecotopo observada en las tablas de contingencia varía en el tiempo (a lo largo del período de vigilancia entomológica donde las abundancias de las colonias de triatominos se modifican), se implementaron regresiones logísticas condicionales para ajustar los efectos del ecotopo y tiempo (Breslow 1996). La condición proviene de la interpretación de la ocupación de cada sitio según la presencia de una especie o ausencia de dos

especies. El modelo lineal resultante permite estimar la razón de probabilidades (OR, “odds ratio”) entre la probabilidad de que un sitio tenga presencia de la especie 1 y no de la 2, respecto a la probabilidad de que esté presente la especie 2 y no la 1. Es decir, describe el cambio en la proporción de la ocupación de cada especie. Así, valores de OR indistinguibles de 1 señalarán situaciones en las que es igual la probabilidad de hallar a una u otra especie habitando el sitio, y OR significativamente diferentes de 1 señalarán sitios mayormente ocupados por una de las dos especies. Los factores fijos del modelo incluirán el tipo de ecotopo y el tiempo transcurrido desde la primera evaluación. Al analizar cada tiempo por separado las proporciones de sitios ocupados por cada especie se relativizan a la magnitud de la infestación propia de cada momento durante el período temporal (con la tendencia general de disminución de la infestación). Estos análisis se realizaron en Stata 14.2 (StataCorp 2015) mediante la función clogit. Los análisis de matrices de presencia utilizados en estudios de comunidades no pudieron implementarse, dado que han sido desarrollados para comunidades caracterizadas por más especies (Gotelli 2000).

La ocupación de las habitaciones de las personas se extrajo de las bases de datos de los capítulos 3 (*T. garciabesi*) y 4 (*T. sordida*). Dado que los eventos de presencia fueron muy escasos el análisis fue cualitativo.

#### 6.2.2 Análisis a nivel de vivienda

La infestación y abundancia de triatomos a nivel de vivienda se visualizó espacial y temporalmente mediante la elaboración de mapas en el software libre QGIS 2.18.2, para cada área de estudio y evaluación. Se elaboraron mapas de calor para cada especie en cada área de estudio, con información de abundancia por hora-hombre agregada para todo el período analizado: 1993–2002 para Amamá, 2008–2010 para Pampa del Indio. Esto permitió evaluar la distribución regional o zonal más frecuente de cada especie de triatomino y comparar sus abundancias relativas. Se consideraron radios de 200 m para Pampa del Indio, y de 350 para Amamá.

El análisis espacial de la infestación se abordó mediante el análisis del patrón de puntos fijo compuesto por las viviendas del área, y caracterizado para dos variables simultáneamente: la infestación por cada especie de triatomino. Este tipo de análisis espacial aborda cuantitativamente la disposición espacial de los puntos en el espacio para determinar si siguen una disposición al azar, agregada o en repulsión (Fortin y Dale 2005). Los análisis de patrones de puntos bivariados analizan la asociación espacial que existe entre dos patrones de puntos diferentes, que puede ser positiva o negativa. Estos análisis requieren del recuento exhaustivo de los elementos en el espacio que conforman cada patrón, y permiten estudiar la relación de asociación a diferentes escalas espaciales modificando el tamaño de la unidad de análisis. Se calculó la función  $L(r)$  de Ripley (función  $K$  linealizada mediante la función

inversa del área de la circunferencia) para cada radio. El modelo nulo elegido es utilizado para simular 99 escenarios posibles generados al azar sobre el patrón estudiado, y calcular sus funciones  $L(r)$ . El rango de valores obtenido a partir de las simulaciones sobre el modelo nulo constituyen el rango de valores esperable si el proceso que genera el o los patrones de puntos es un proceso aleatorio homogéneo de Poisson (independiente espacialmente). Este rango de valores se denomina *sobre de confianza* y permite evaluar si la función  $L(r)$  obtenida sobre los patrones de puntos empíricos está contenida dentro del rango de valores del sobre de confianza, lo que indica independencia espacial entre los patrones; por encima del sobre de confianza, lo que indica una asociación positiva, o por debajo, lo que indica una asociación negativa.

Los patrones de puntos estudiados consistieron en la infestación por cada especie de triatomino sumada a través de todas las evaluaciones ocurridas entre 1993–2002 para Amamá, y 2008–2010 para Pampa del Indio. Una vivienda se consideró formando parte del patrón de puntos de una especie de triatomino cuando estuvo infestada por esa especie al menos una vez en todo el período. Para Pampa del Indio se analizó por separado la etapa previa a la intervención masiva del sistema (2007). Las viviendas que estuvieron infestadas por más de una especie de triatominos formaron parte del patrón de puntos de cada una de ellas. Las que no estuvieron infestadas por ninguna especie no formaron parte de ningún patrón de puntos. Los patrones de puntos se analizaron de a pares de especies. El modelo nulo contra el cual se contrastó la hipótesis de independencia espacial entre patrones de puntos fue el *etiquetado al azar* (“random labeling”), que consiste en modificar la pertenencia de cada punto a cada uno de los patrones en forma independiente, sorteando al azar la etiqueta de pertenencia a uno y otro patrón de puntos. Este método respeta las ubicaciones y distancias existentes entre las viviendas. Para implementar estos análisis se utilizó el software Programita (v. 2014).

## 6.3 Resultados

### 6.3.1 Análisis a nivel de sitio

En Amamá se colectaron 2228 *T. infestans* en 310 sitios evaluados por hora-hombre a lo largo del período 1993–2002. La infestación de sitios simultánea por *T. garciabesi* y *T. infestans* (Tabla 6.1) estuvo asociada en forma altamente significativa de acuerdo con la prueba de Mantel-Haenszel-Cochran para muestras estratificadas ( $\chi^2 = 12,95$   $df = 1$   $p < 0,001$ ), y las razones de probabilidad se mantuvieron homogéneas entre ecotopos ( $p = 0,57$ ). La razón de probabilidades de hallar un individuo de *T. infestans* en sitios donde también ha habido al menos un individuo de *T. garciabesi*, respecto a no hallarlo, fue siempre mayor a 1, aunque no resultó significativa para los árboles, nidos ni hábitats secundarios. Sí fue

significativamente mayor el OR en los corrales de gallinas y en los ecotopos de baja importancia para *T. garciabesi*.

La infestación de sitios por *T. garciabesi* y *T. guasayana* (Tabla 6.2) mostró ser totalmente independiente para todos los ecotopos considerados (MCH:  $\chi^2 = 62,83$  df = 1 p = 0,17; Woolf: p = 0,23). En cambio, la infestación de sitios observada para *T. guasayana* y *T. infestans* (Tabla 6.3) estuvo significativamente asociada ( $\chi^2 = 10,01$  df = 1 p < 0,01) y esta relación se mantuvo entre estratos (p = 0,16). Para los ecotopos secundarios esta relación resultó indiferenciable de una relación igual a 1; mientras que en los árboles, nidos y corrales de gallinas, y en los ecotopos de baja importancia para *T. garciabesi* agrupados, esta relación fue significativamente mayor a 1, indicando que la infestación es más frecuente en sitios ya infestados por una de las dos especies.

En Pampa del Indio, previo a la intervención masiva (2007), se colectó un total de 2018 *T. infestans* en 193 sitios inspeccionados, como fuera descrito por Gurevitz y colaboradores (2011). La ocurrencia de *T. sordida* y *T. infestans* (Tabla 6.4) estuvo significativamente asociada en forma homogénea entre ecotopos ( $\chi^2 = 118,78$  df = 1 p < 0,01; prueba de Woolf: p = 0,31). La razón de probabilidades de hallar al menos un individuo de *T. infestans* en sitios donde se verificó la presencia de al menos un individuo de *T. sordida*, respecto a no hallarlo, fue siempre mayor a 1, aunque no en forma significativa para los ecotopos no habitables por *T. sordida* y para los árboles de gallinas. Fue marginalmente significativa en los nideros de gallinas, y significativa en los gallineros y en los hábitats secundarios.

En Pampa del Indio, durante los primeros 3 años posteriores a la intervención masiva (2008-2010), se capturaron 1013 *T. infestans* en 18031 sitios inspeccionados por hora-hombre. La ocurrencia de *T. sordida* y de *T. infestans* (Tabla 6.5) estuvo significativamente asociada, y marginalmente homogénea entre ecotopos ( $\chi^2 = 62,83$  df = 1 p < 0,001; prueba de Woolf: p = 0,09). La razón de probabilidades de hallar al menos un individuo de *T. infestans* en sitios donde se verificó la presencia de al menos un individuo de *T. sordida*, respecto a no hallarlo, fue siempre mayor a 1, aunque no fue significativa para las trojas, fue débilmente significativa en los ecotopos principales nideros y árboles de gallinas considerados en forma conjunta, y altamente significativa para los ecotopos secundarios y los no habitables por *T. sordida*.

No se registró ninguna razón de probabilidades que indicara una relación negativa (interferencia) entre ninguno de los pares de especies de triatominos estudiados en ninguno de los períodos temporales abordados. Estos resultados se resumen en la Figura 6.1

**Tabla 6.1** Relación entre la infestación con *Triatoma garciabesi* y *Triatoma infestans* según el tipo de hábitat (ecotopo) para *T. garciabesi*, en 310 sitios evaluados durante la etapa de vigilancia entomológica 1993–2002, Amamá, Santiago del Estero.

<i>T. garciabesi</i>	<i>T. infestans</i>	Árboles	Nidos de gallinas	Corrales de gallinas	Secundarios	Baja importancia	Total
Presencia	Presencia	2	1	3	5	4	15
Presencia	Ausencia	223	15	14	64	92	408
Ausencia	Presencia	4	1	3	28	18	54
Ausencia	Ausencia	728	77	118	779	1793	3495
Total		957	94	138	876	1907	3972
OR		1,63	5,13	8,43*	2,17	4,33*	
IC <sub>95%</sub>		0,30–8,97	0,30–86,68	1,55–45,84	0,81–5,82	1,44–13,06	

\* OR que no incluyen al 1 en su intervalo de confianza

**Tabla 6.2** Relación entre la infestación con *Triatoma garciabesi* y *Triatoma guasayana* según el tipo de hábitat (ecotopo) para *T. garciabesi*, en 310 sitios evaluados durante la etapa de vigilancia entomológica 1993–2002, Amamá, Santiago del Estero.

<i>T. garciabesi</i>	<i>T. guasayana</i>	Árboles	Nidos y corrales de gallinas	Secundarios	Baja importancia	Total
Presencia	Presencia	1	3	1	1	6
Presencia	Ausencia	224	19	32	21	296
Ausencia	Presencia	4	4	28	22	58
Ausencia	Ausencia	728	206	815	1863	3612
Total		957	232	876	1907	3972

**Tabla 6.3** Relación entre la infestación con *Triatoma infestans* y *Triatoma guasayana* según el tipo de hábitat (ecotopo) para *T. garciabesi*, en 310 sitios evaluados durante la etapa de vigilancia entomológica 1993–2002, Amamá, Santiago del Estero.

<i>T. infestans</i>	<i>T. guasayana</i>	Árboles, nidos y corrales de gallinas	Secundarios	Baja importancia	Total
Presencia	Presencia	2	4	4	10
Presencia	Ausencia	10	25	19	54
Ausencia	Presencia	23	65	92	180
Ausencia	Ausencia	1154	782	1792	3728
Total		1189	876	1907	3972
OR		10,03*	1,92	4,10*	
IC <sub>95%</sub>		2,08–48,40	0,65– 5,70	1,37–12,30	

\* OR que no incluyen al 1 en su intervalo de confianza

**Tabla 6.4** Relación entre la infestación con *Triatoma sordida* y *Triatoma infestans* según el tipo de hábitat (ecotopo) para *T. sordida*, en 2177 sitios evaluados previos a la intervención del sistema en 2007, Pampa del Indio, Chaco

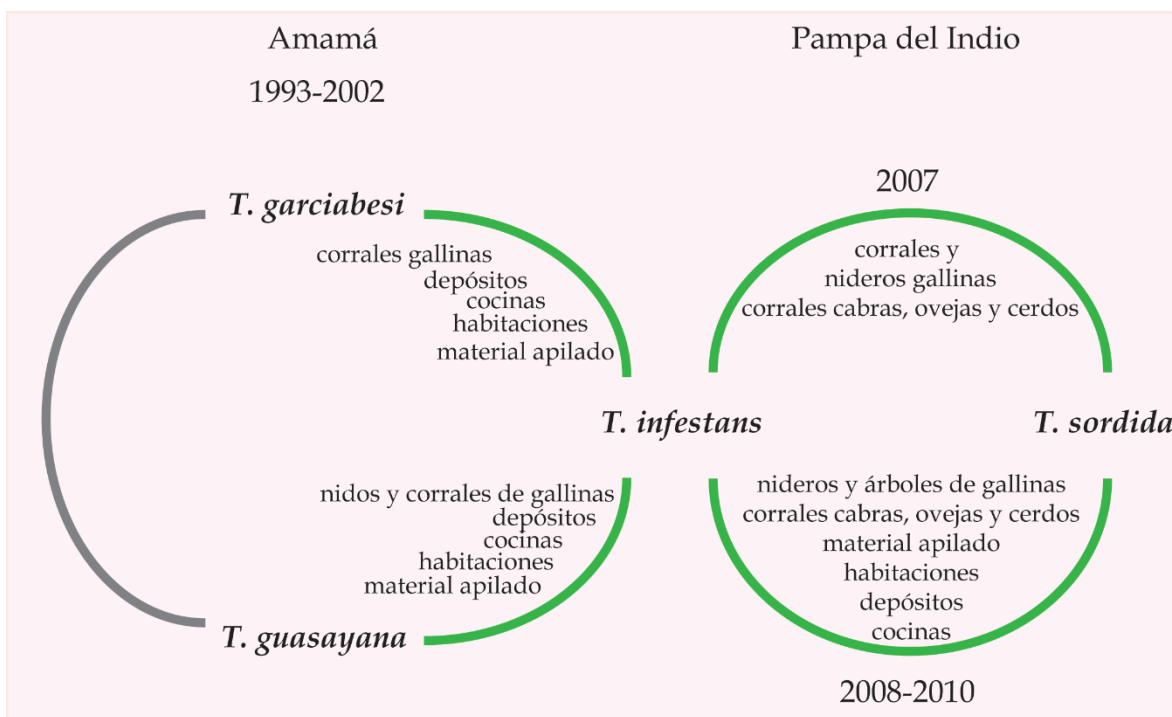
<i>T. sordida</i>	<i>T. infestans</i>	No habitables	Secundarios	Principales			Total
			Corral de ovejas y cabras	Nideros	Gallineros	Árboles de gallinas	
Presencia	Presencia	6	3	10	7	2	28
Presencia	Ausencia	8	14	9	9	10	50
Ausencia	Presencia	144	1	12	6	2	165
Ausencia	Ausencia	1199	300	87	164	184	1934
Total		1357	318	118	186	198	2177
OR		1,83	4,16*	2,09	3,06*	2,91	
IC <sub>95%</sub>		0,76-2,90	1,84-6,49	1,00-3,17	1,78-4,34	0,85-4,97	

\* OR que no incluyen al 1 en su intervalo de confianza

**Tabla 6.5** Relación entre la infestación on *Triatoma sordida* y *Triatoma infestans* según el tipo de hábitat (ecotopo) para *T. sordida*, en 18031 sitios evaluados durante la etapa de vigilancia entomológica de 2008 a 2010, Pampa del Indio, Chaco

<i>T. sordida</i>	<i>T. infestans</i>	No habitables	Trojas	Corrales ovejas, gallinas, cerdos	Nideros y árboles	Total
Presencia	Presencia	4	1	7	4	16
Presencia	Ausencia	88	6	18	19	131
Ausencia	Presencia	33	9	92	220	354
Ausencia	Ausencia	10433	256	3658	3183	17530
Total		10558	272	3775	3426	18031
OR		14,37*	4,74	15,46*	3,05	
IC <sub>95%</sub>		4,99-41,92	0,52-43,60	6,30-37,93	1,03-9,03	

\* OR que no incluyen al 1 en su intervalo de confianza



**Figura 6.1** Esquema de las asociaciones entre especies de acuerdo con el ecotopo. En verde las asociaciones positivas en los ecotopos detallados. En gris la única relación independiente para todos los ecotopos. A la izquierda, las especies en Amamá. A la derecha las especies en Pampa del Indio y sus relaciones en la pre-intervención (arriba) y en vigilancia entomológica (abajo).

Las regresiones logísticas condicionales mostraron también que la ocupación de un sitio depende del tipo de ecotopo (como ya se vio en las tablas de contingencia), y además demostraron que la probabilidad relativa de infestación por una especie relativa a otra fue variable en el tiempo:

- El análisis del par *T. infestans*–*T. garciabesi* señaló una probabilidad de hallar sólo *T. infestans* en ecotopos de baja importancia para *T. garciabesi* 18 veces mayor que la de hallar sólo *T. garciabesi* (OR 16,17 IC<sub>95%</sub> 2,46–106,38). Esta relación fue menos marcada para los ecotopos secundarios, y cercana a 1 para los principales (OR 0,33 IC<sub>95%</sub> 0,14–0,78; y OR 0,01 IC<sub>95%</sub> 0,003–0,02, respectivamente). Las relaciones se vieron modificadas en el tiempo, asociadas sin duda a los eventos de rociados de insecticidas para el control vectorial: la probabilidad de hallar *T. garciabesi* aumentó respecto a la de hallar *T. infestans* para las evaluaciones ocurridas en mayo y noviembre 1994, noviembre 1995 y mayo 1996, todas durante los primeros años del período.
- El par *T. garciabesi*–*T. guasayana* tuvo valores sumamente alejados de la igualdad de probabilidades por ecotopos y en el tiempo, lo que probablemente esté afectado por el bajo número de casos de infestación para estas dos especies. El resultado del análisis puede encontrarse en el Anexo I.

- *T. infestans* y *T. guasayana* no presentaron diferencias en los ecotopos de baja importancia ni en los principales (OR 0,97 IC<sub>95%</sub> 0,18–5,29; y OR 0,61 IC<sub>95%</sub> 0,20–1,87, respectivamente), pero en los ecotopos secundarios (corrales de cabras y ovejas, y cerdos) la relación fue a favor de *T. guasayana* (OR 0,41 IC<sub>95%</sub> 0,17 – 0,97). Todas estas relaciones se vieron modificadas en el tiempo a favor de *T. guasayana* en la evaluación de mayo 1995 (OR  $9,05 \times 10^{-8}$  IC<sub>95%</sub>  $1,42 \times 10^{-8}$  –  $5,77 \times 10^{-7}$ ), y a favor de *T. infestans* en las evaluaciones del final del período noviembre 1996, noviembre 1997, diciembre 1998, mayo 1999, mayo 2000 y octubre 2002 (OR  $1,69 \times 10^7$  IC<sub>95%</sub> 2718508 –  $1,05 \times 10^8$ ; OR 8,50 IC<sub>95%</sub> 1,32 – 54,92; OR 12,27 IC<sub>95%</sub> 1,26 – 119,20; OR  $1,65 \times 10^7$  IC<sub>95%</sub> 2748401 –  $9,89 \times 10^7$ ; OR 17,4 IC<sub>95%</sub> 2,41 – 125,56; y OR 18,48 IC<sub>95%</sub> 2,14–159,71) y coincidentes con una recuperación de las poblaciones de *T. infestans* en el área.

- Las poblaciones de Pampa del Indio, *T. infestans* y *T. sordida* pre-intervención, coincidieron con lo observado en el análisis de las tablas de contingencia: en los ecotopos de baja relevancia para *T. sordida* fue 20,29 veces más probable hallar sólo *T. infestans* que *T. sordida* (IC<sub>95%</sub> 9,50–43,33), relación que se modificó a favor de *T. sordida* en ecotopos principales y secundarios (OR 0,04 IC<sub>95%</sub> 0,01–0,10; y OR 0,02 IC<sub>95%</sub> 0,01–0,05, respectivamente). Un modelo que incluyó el período completo de análisis (pre-intervención + vigilancia entomológica: 2007 – 2010) mostró que la relación entre *T. infestans* y *T. sordida* fue de 18,32 a 1 (IC<sub>95%</sub> 10,73 – 31,25) y esa relación varió según la disminución de probabilidad de *T. infestans* relativa a *T. sordida* para cada una de las evaluaciones ocurridas después de la intervención. El modelo que analizó el período de vigilancia entomológica exclusivamente señaló que la relación entre la probabilidad de hallar *T. infestans* relativa a la de *T. sordida* en ecotopos de baja relevancia fue indistinguible de 1 (OR 0,50 IC<sub>95%</sub> 0,16 – 1,53). Esta relación varió a favor de *T. sordida* en los ecotopos principales y secundarios (OR 0,06 IC<sub>95%</sub> 0,03 – 0,11; y OR 0,01 IC<sub>95%</sub> 0,001 – 0,04, respectivamente). Analizado en el tiempo, la relación fue a favor de *T. infestans* durante las primeras 4 evaluaciones post-intervención (otoño y primavera de 2008 y 2009, OR 13,43 IC<sub>95%</sub> 3,95 – 45,70; OR 16,43 IC<sub>95%</sub> 4,44 – 60,78; OR 9,63 IC<sub>95%</sub> 2,55 – 36,45; OR 4,96 IC<sub>95%</sub> 1,44 – 17,06, respectivamente), e indistinguible de 1 durante 2010 (otoño y primavera: OR 0,70 IC<sub>95%</sub> 0,16 – 3,06; y OR 1,46 IC<sub>95%</sub> 0,39 – 5,49, respectivamente). Nótese el valor decreciente de los OR a medida que transcurre el control vectorial dirigido a *T. infestans*.

La infestación de las habitaciones de las personas por los triatominos secundarios fue siempre rara, para todas las especies. El único registro de *T. garciabesi* en este ecotopo fue un individuo adulto en la evaluación de noviembre de 1995. *T. guasayana* fue encontrada en 6 domicilios: en 5 de ellos sólo se registró 1 adulto, y en uno se registró una ninfa del primer estadio, cuya identificación



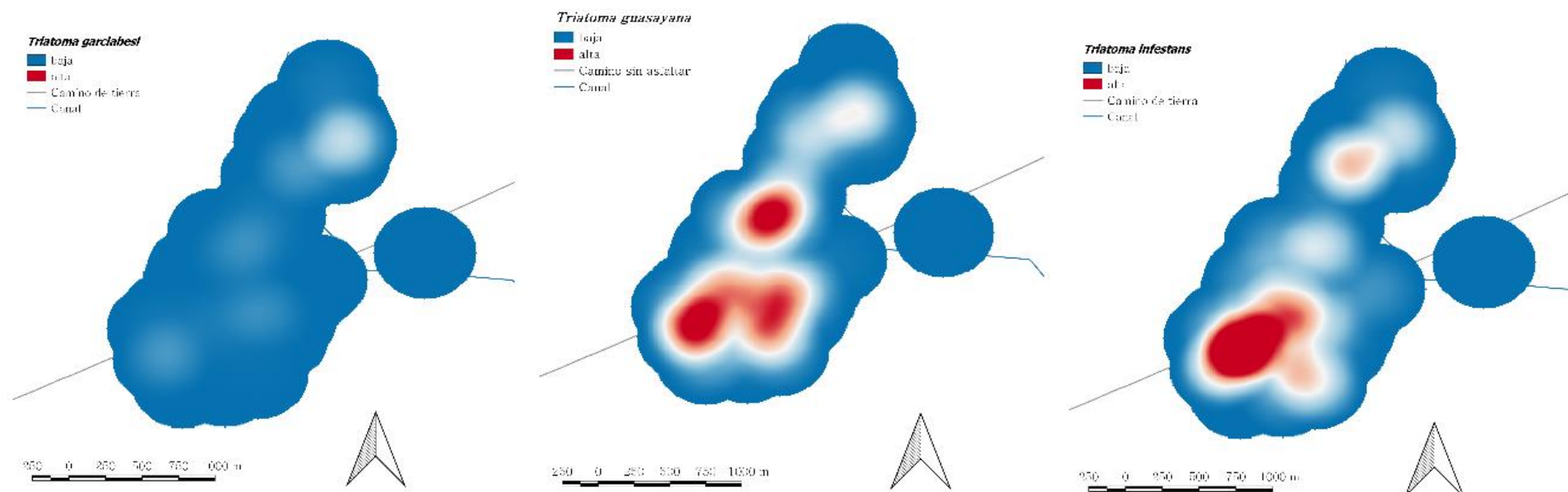
diferencial con *T. garciabesi* debe considerarse con cautela, no así con *T. infestans*. La presencia de *T. sordida* en las habitaciones de las personas se verificó por capturas de 2 adultos y 2 ninfas en 2 viviendas pre-intervención, y durante la vigilancia entomológica fueron 2 ninfas en dos viviendas en la primera evaluación post-intervención, un ejemplar adulto en la siguiente, y 5 adultos en 5 viviendas en noviembre de 2009.

### 6.3.2 Análisis a nivel de vivienda

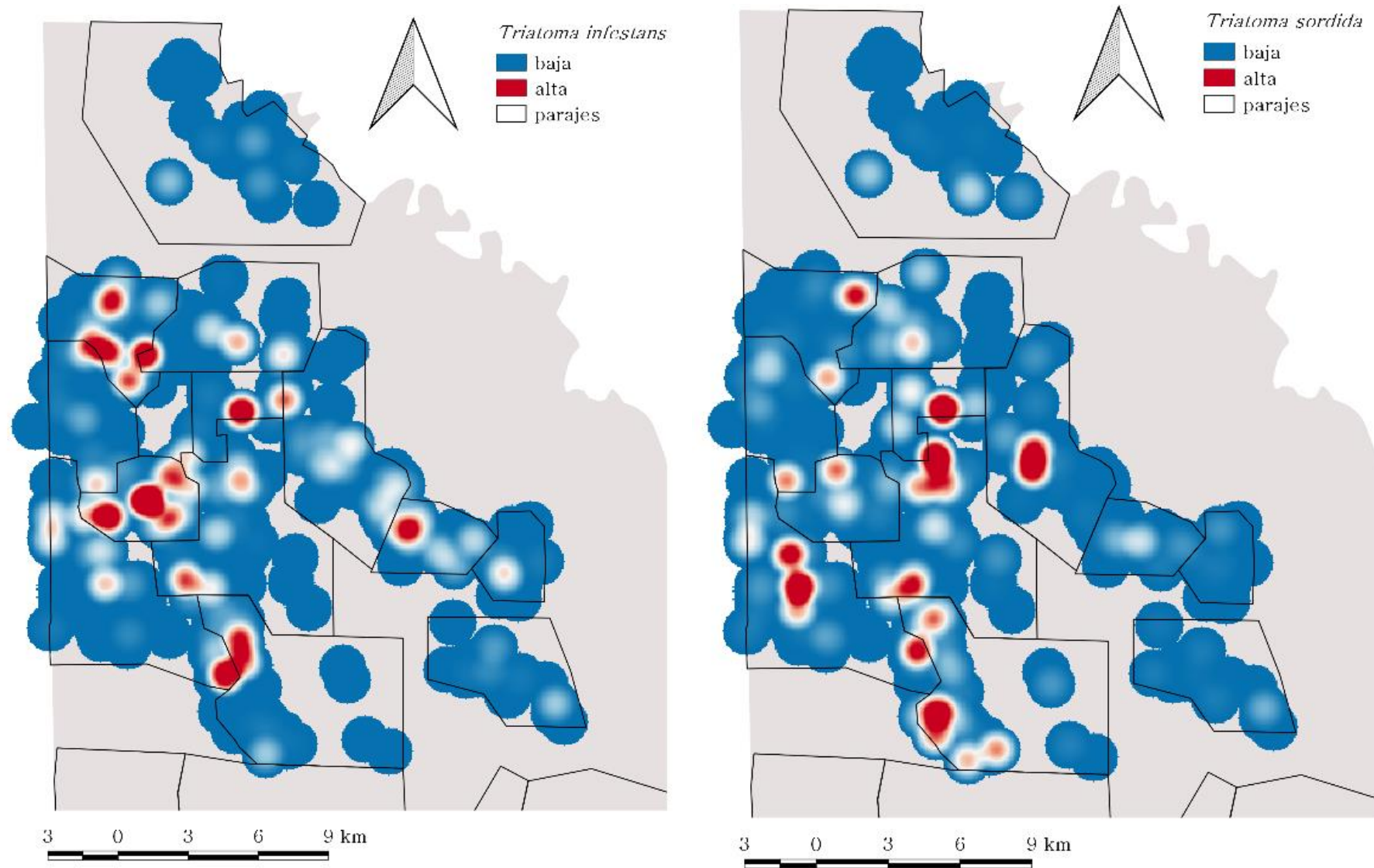
En Amamá, la abundancia relativa de las colonias de *T. garciabesi* fue siempre menor a las de *T. infestans* y *T. guasayana* a lo largo de todo el período considerado. Las zonas afectadas por *T. garciabesi* se encontraron hacia el norte del paraje, mientras que las áreas con colonias más abundantes de las otras dos especies se encontraron hacia el sur (Fig. 6.2).

En Pampa del Indio, las abundancias máximas de las colonias de *T. infestans* y *T. sordida* fueron similares a lo largo del período de vigilancia, y no coincidieron espacialmente: las viviendas con colonias abundantes de una especie nunca tuvieron colonias abundantes de la otra especie (Fig. 6.3). El detalle de la infestación y abundancia de cada área puede observarse en las figuras 6.4 y 6.5.

Si comparamos los mapas de calor (Figuras 6.2 y 6.3), que muestran los valores más altos del período completo de análisis, con las series temporales de abundancia (Figuras 6.4 y 6.5), se observa que ninguno de los triatominos secundarios fue capaz de ampliar su ocupación y mantenerla en el tiempo. En el caso de *T. sordida* y *T. guasayana*, la cantidad de viviendas infestadas y la abundancia de las colonias fue mayor para puntos precisos en el tiempo que no se mantuvieron ni formaron parte de una tendencia al aumento, aun cuando los rociados con insecticidas no estuvieron dirigidos a estas dos especies.



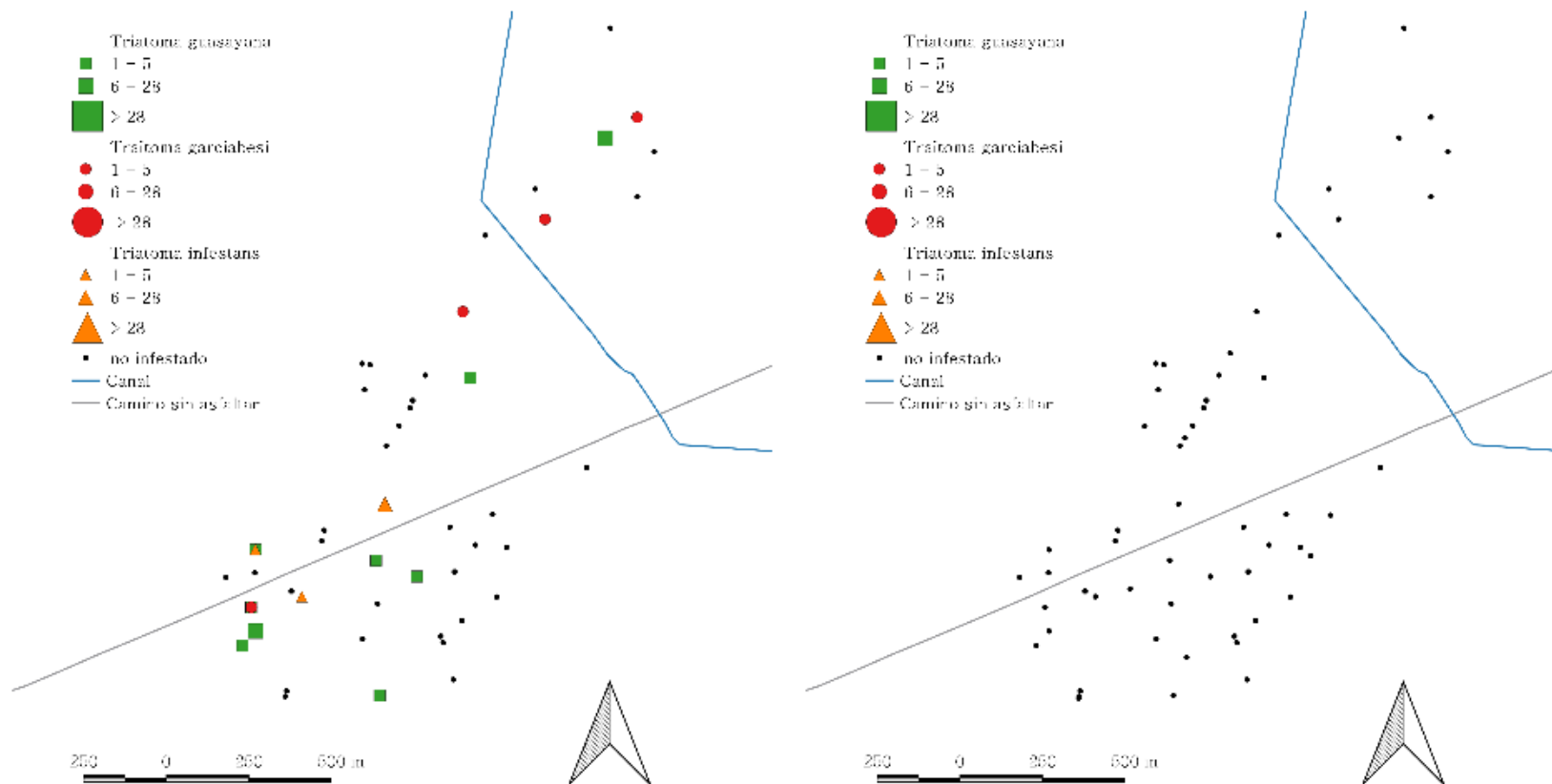
**Figura 6.2** Mapas de calor obtenidos para cada una de las especies de triatomíneos en el área de estudio Amamá, Santiago del Estero. Para construir los mapas de calor se utilizó un radio de 350 metros alrededor de cada vivienda, en la que se consideró el valor máximo de abundancia por hora-hombre durante el período de análisis completo (1993-2002). La escala de colores es idéntica en los 3 mapas.



**Figura 6.3** Mapas de calor obtenidos para *T. infestans* y para *T. sordida* en Pampa del Indio, Chaco. Se utilizó un radio de 200 m alrededor de cada vivienda en la que se consideró el valor máximo de abundancia hora-hombre en el período de vigilancia 2008-2010. Ambos mapas respetan la misma escala de intensidad.

octubre 1993

mayo 1994 (sólo domicilio)



**Figura 6.4** Mapas del área de estudio Amamá, Santiago del Estero, donde se observa la captura total por hora-hombre de las especies de triatomíneos *T. guassayana* en cuadrados verdes, *T. garciabesi* en círculos rojos y *T. infestans* en triángulos anaranjados, para cada evaluación. Las capturas ocurridas en mayo de 1994 corresponden sólo a las habitaciones de las personas.

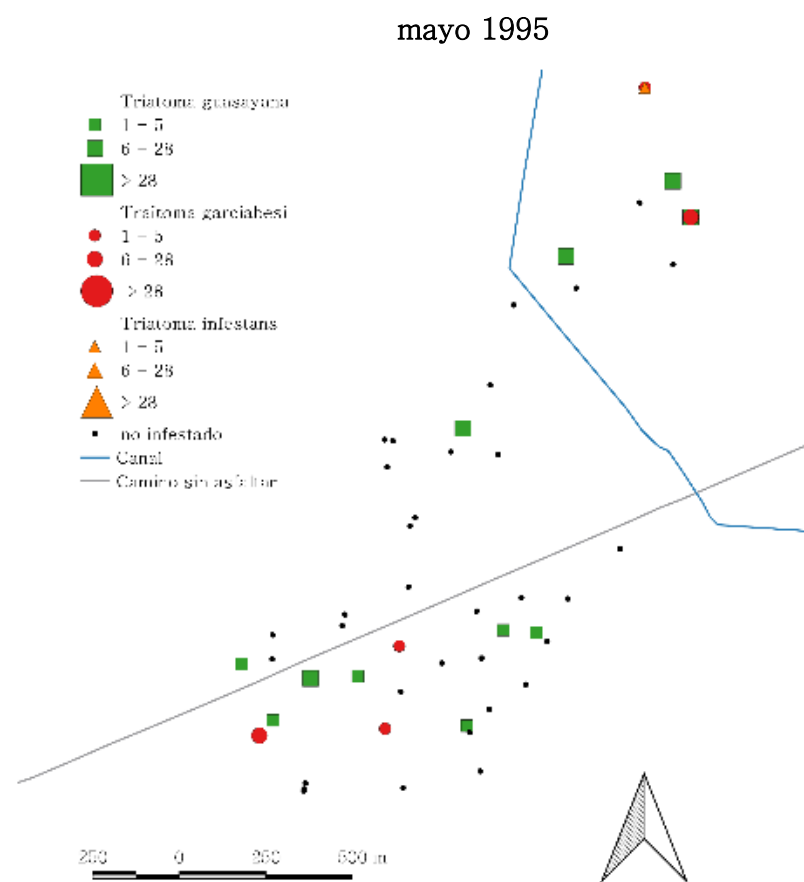
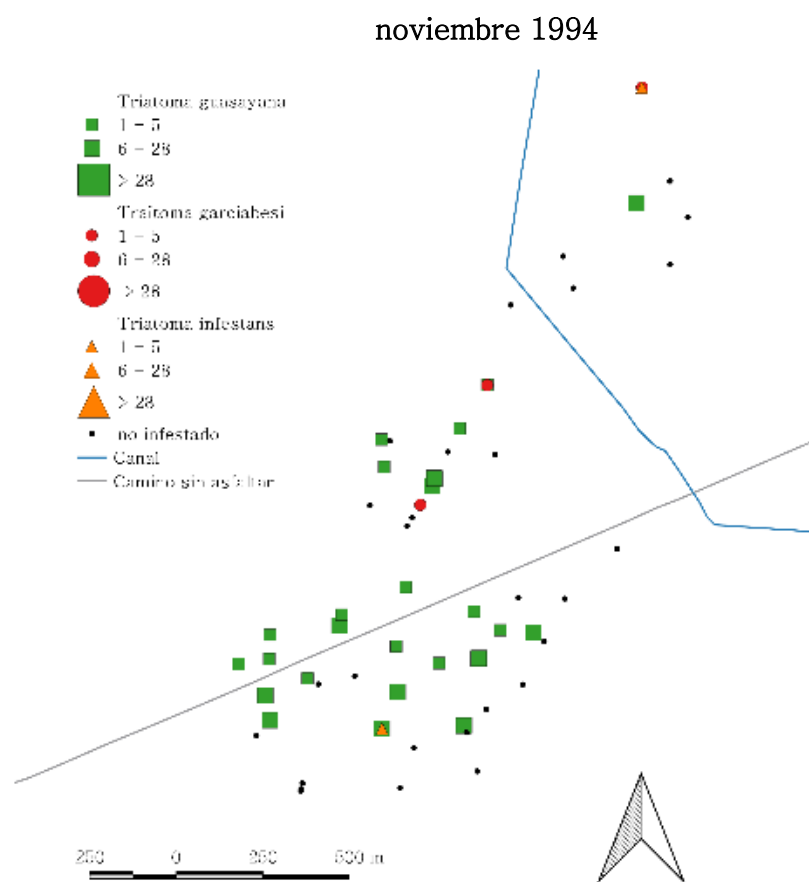


Figura 6.4 continuación.

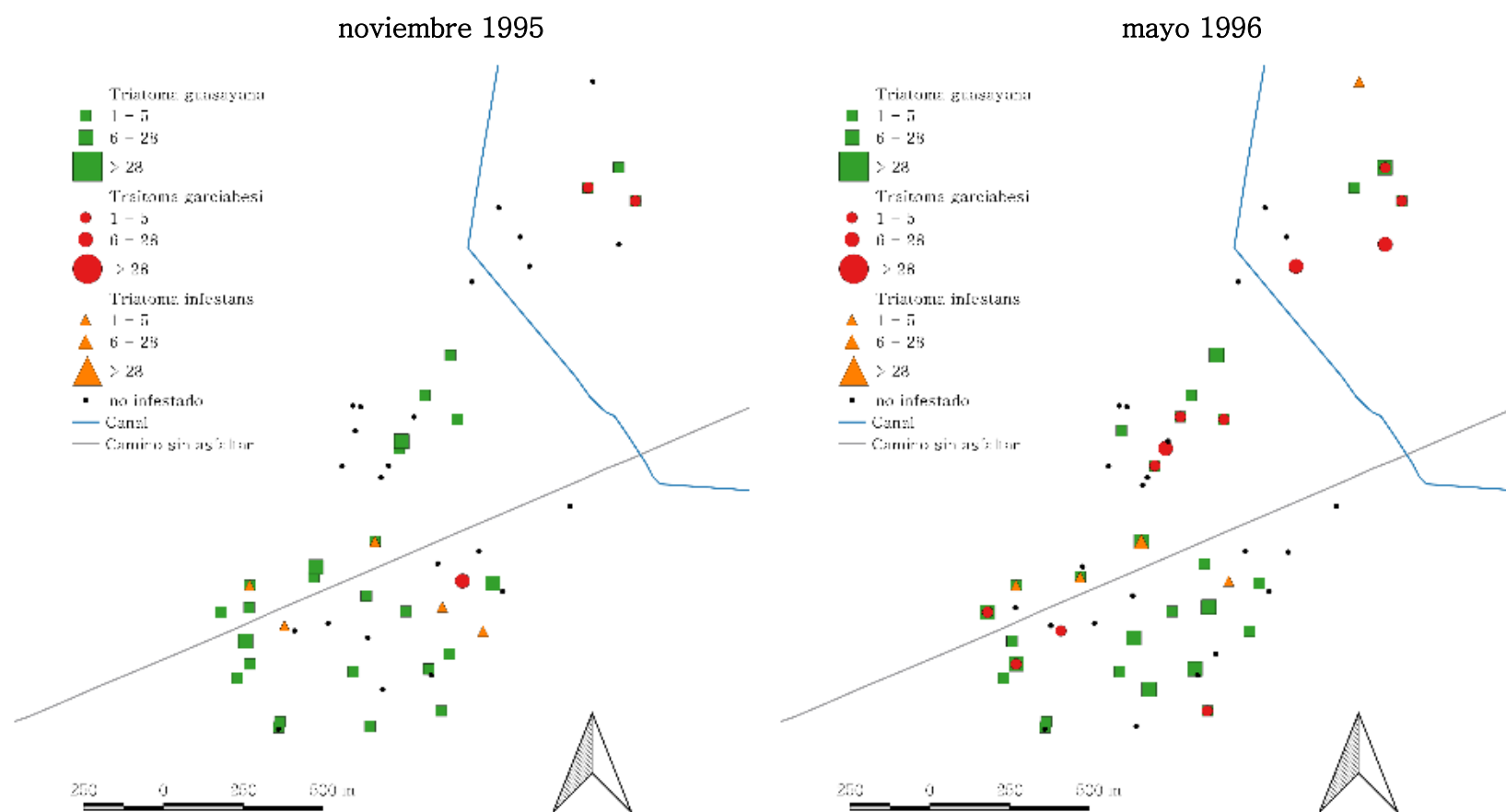


Figura 6.4 continuación.

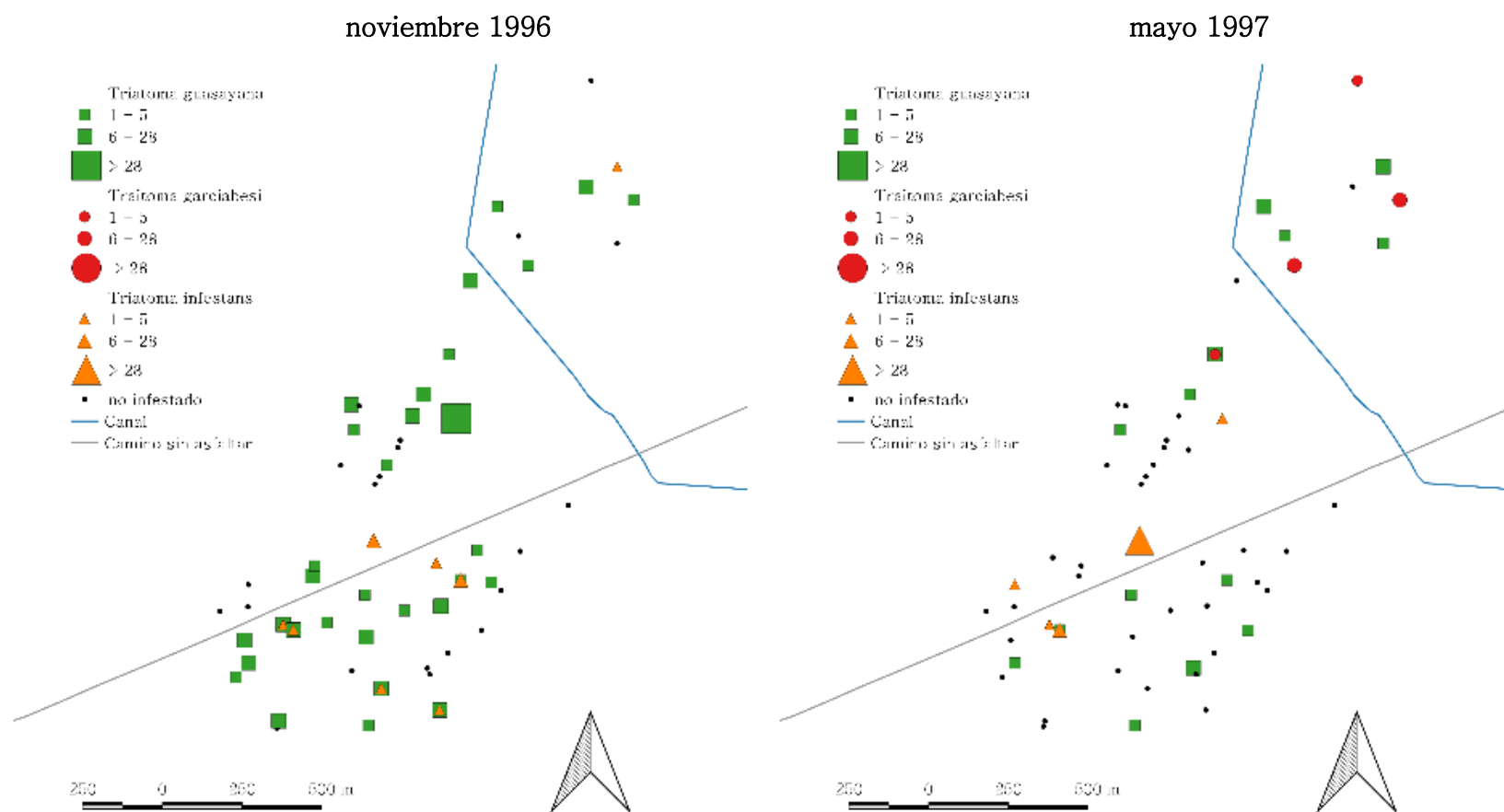


Figura 6.4 continuación.

noviembre 1997

mayo 1998

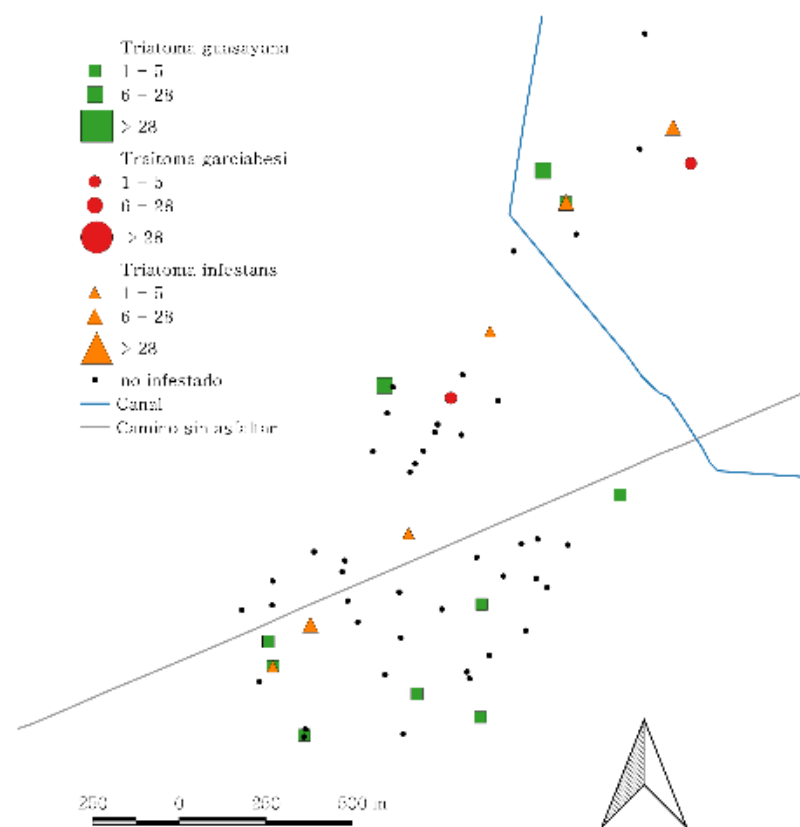
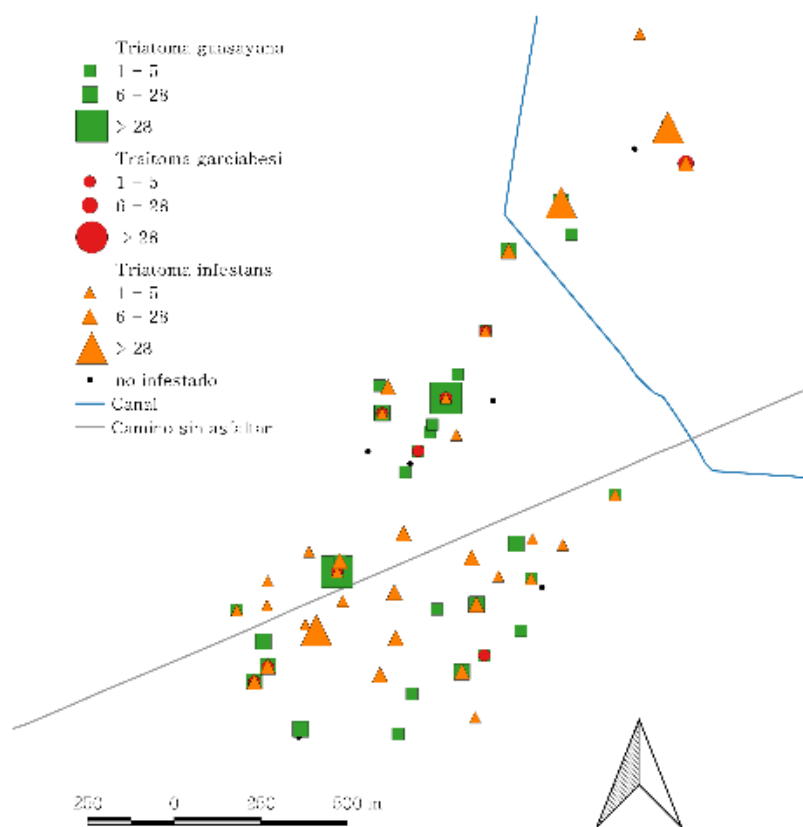


Figura 6.4 continuación.



diciembre 1998

mayo 1999

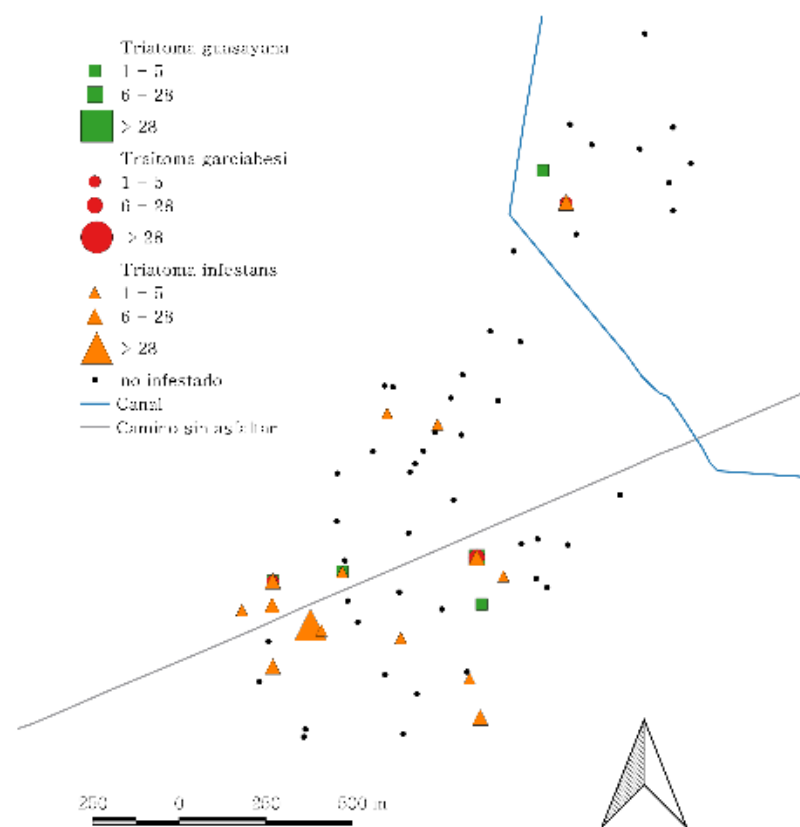
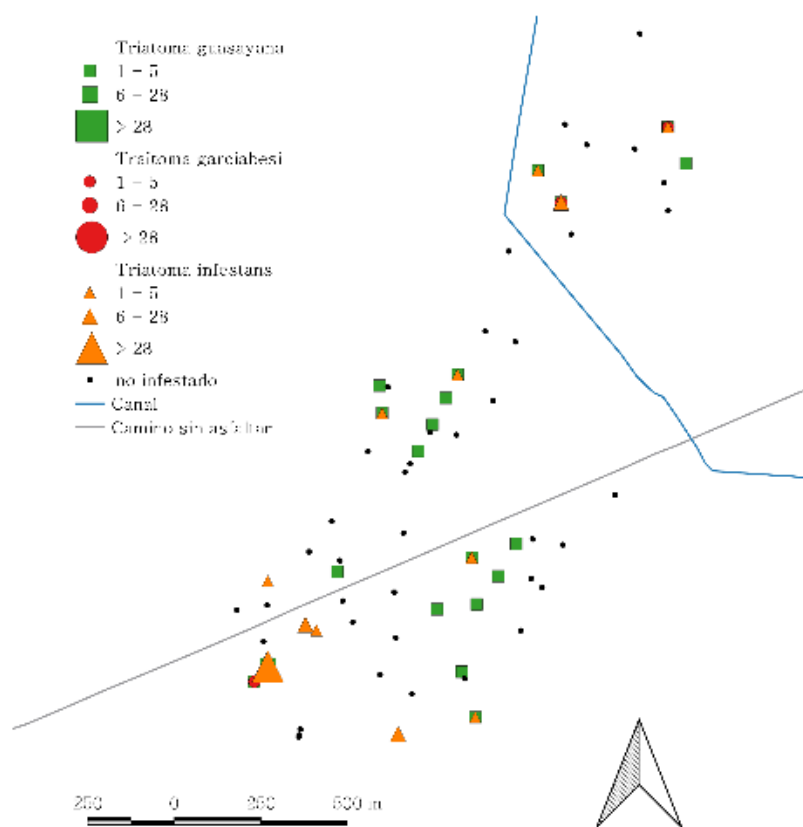
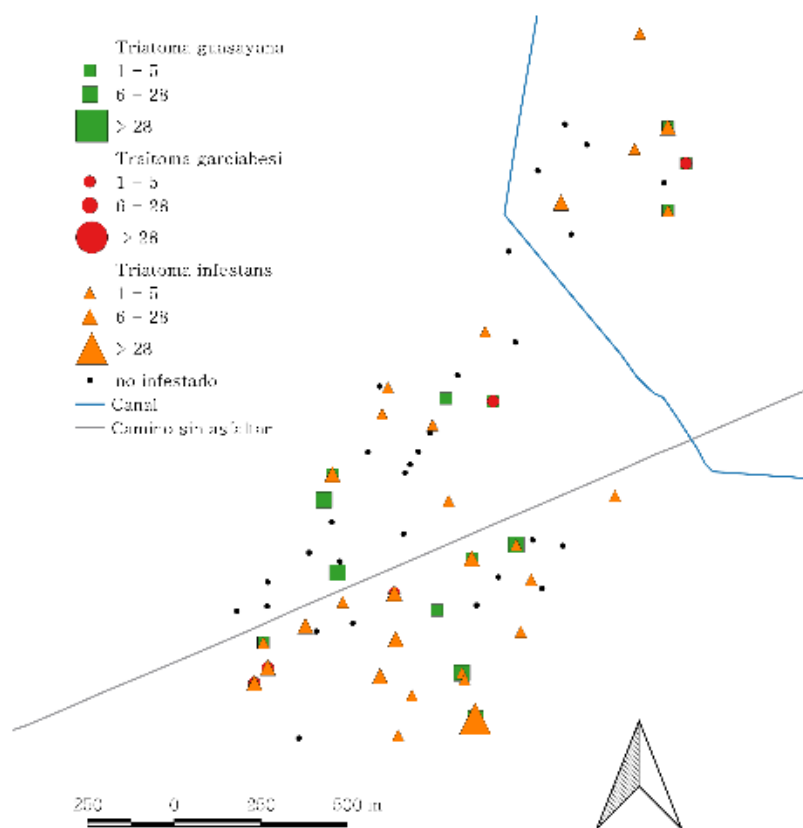


Figura 6.4 continuación.

mayo 2000



octubre 2002

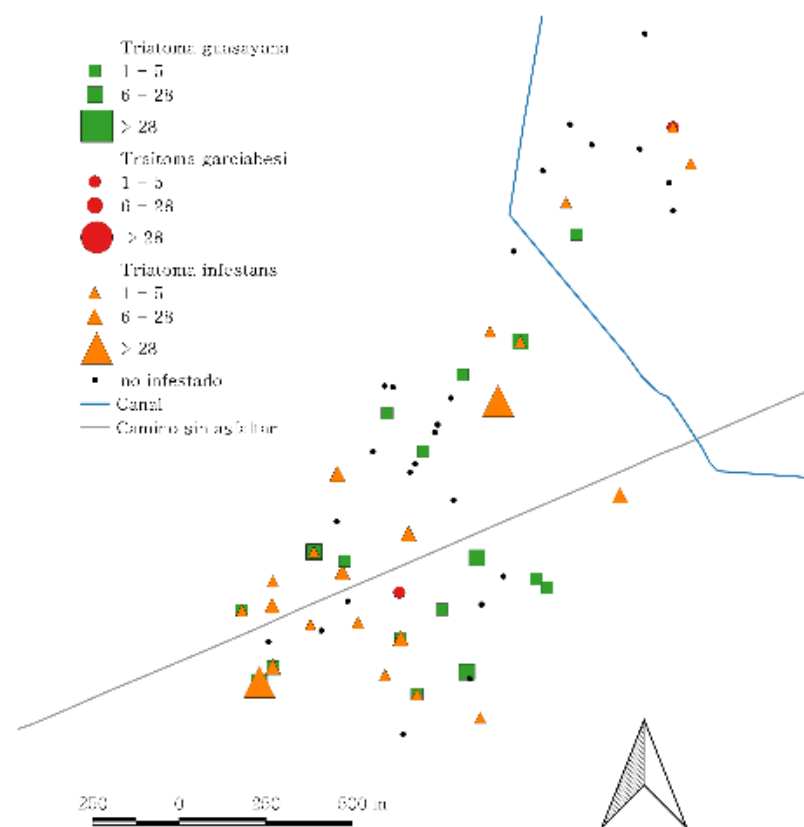
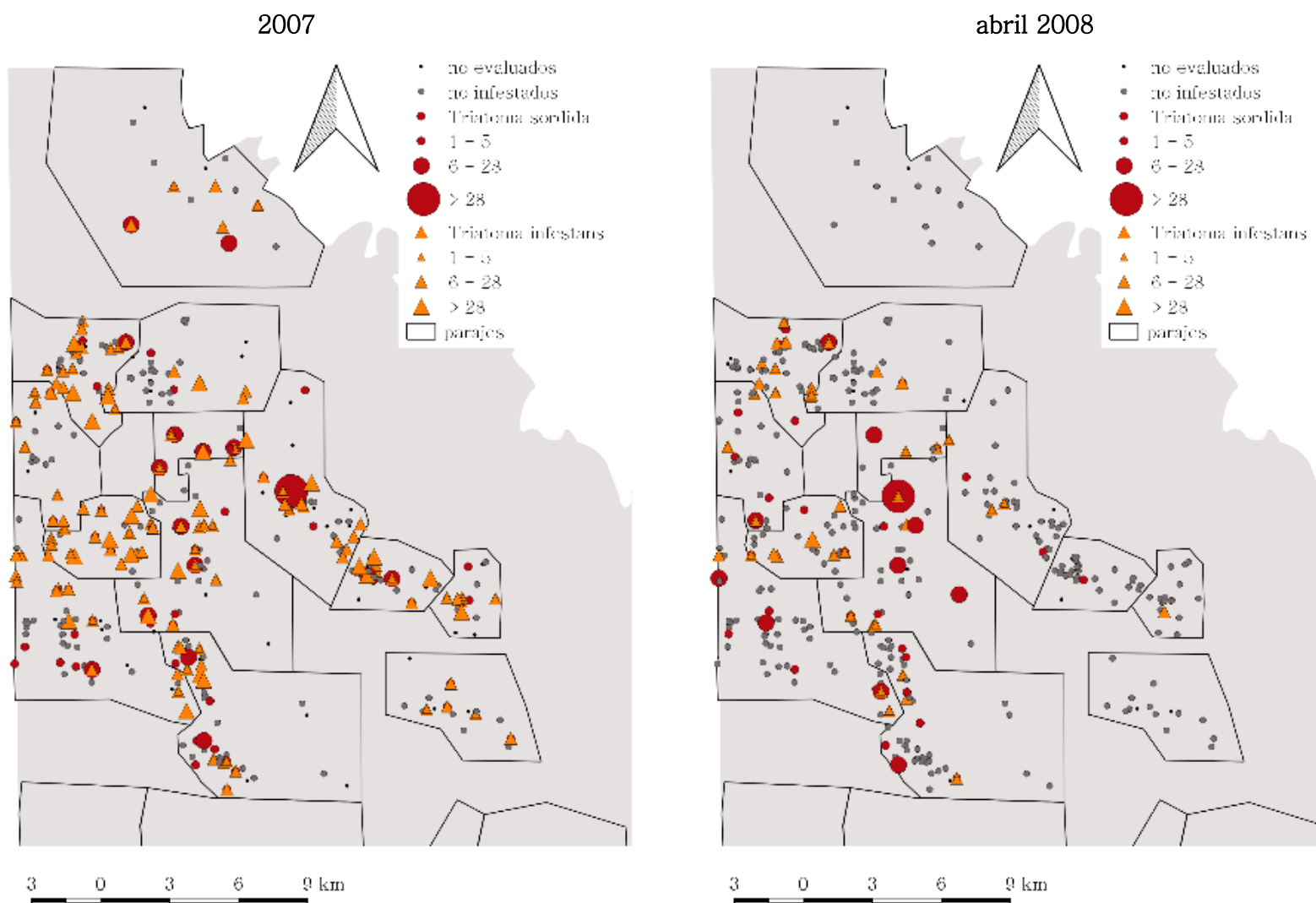
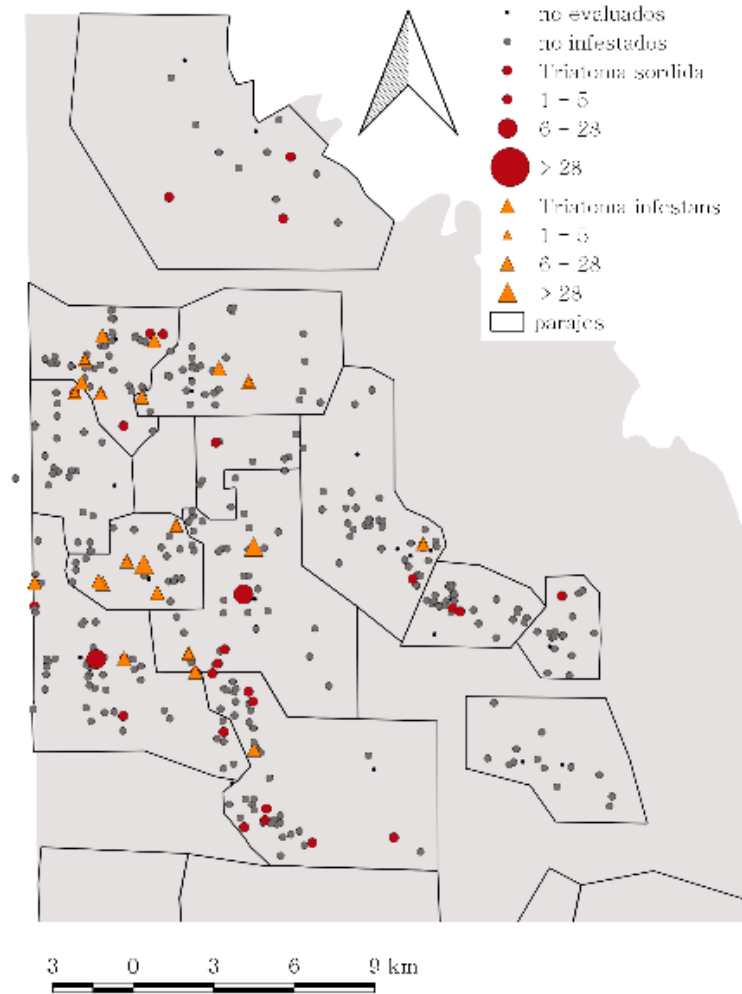


Figura 6.4 continuación.



**Fig 6.5** Mapas del área de estudio en Pampa del Indio donde se observa la captura total de *T. sordida* (en círculos rojos) y de *T. infestans* (en triángulos anaranjados) en cada evaluación por el método hora-hombre. En gris la silueta del municipio Pampa del Indio, con líneas negras que delimitan los parajes rurales.

agosto 2008



diciembre 2008

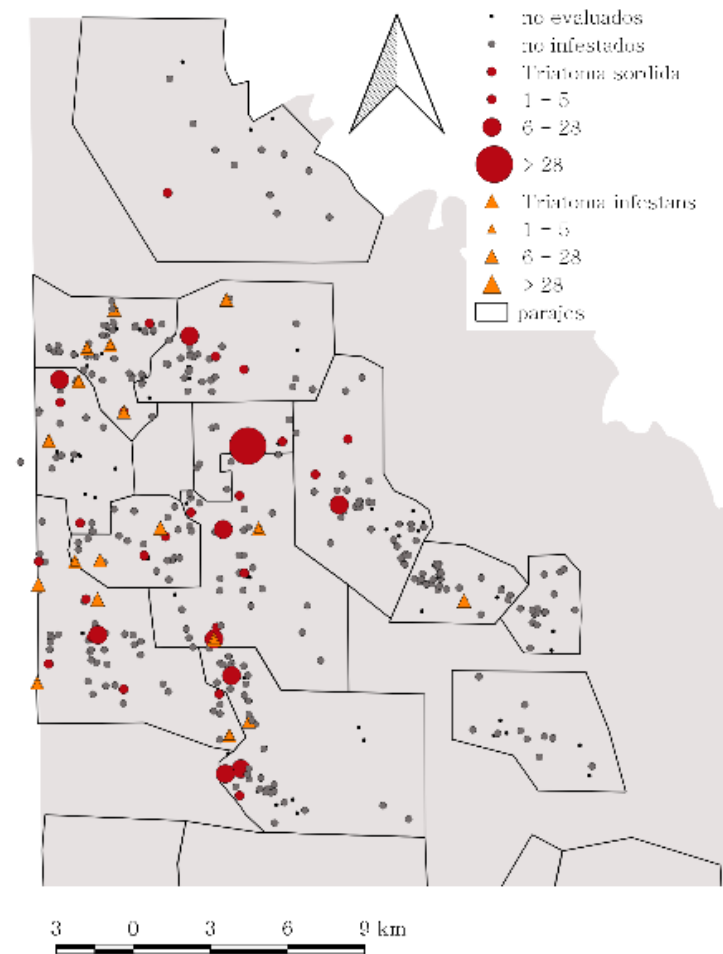


Fig 6.5 Continuación.

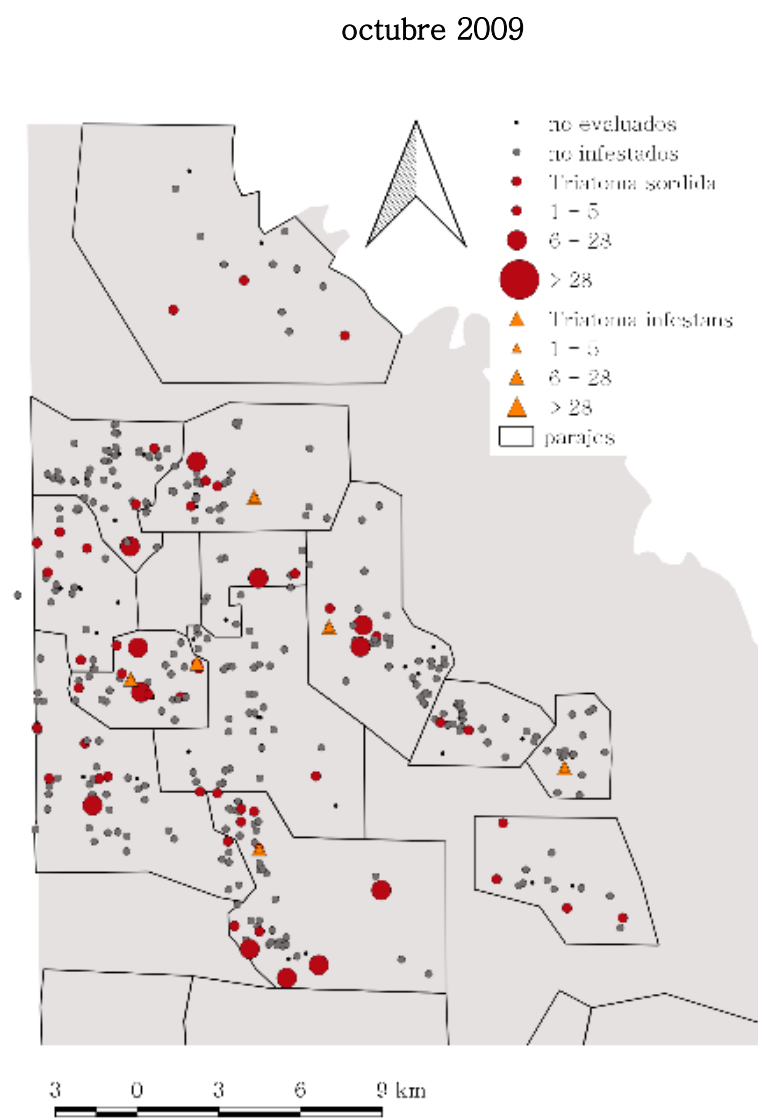
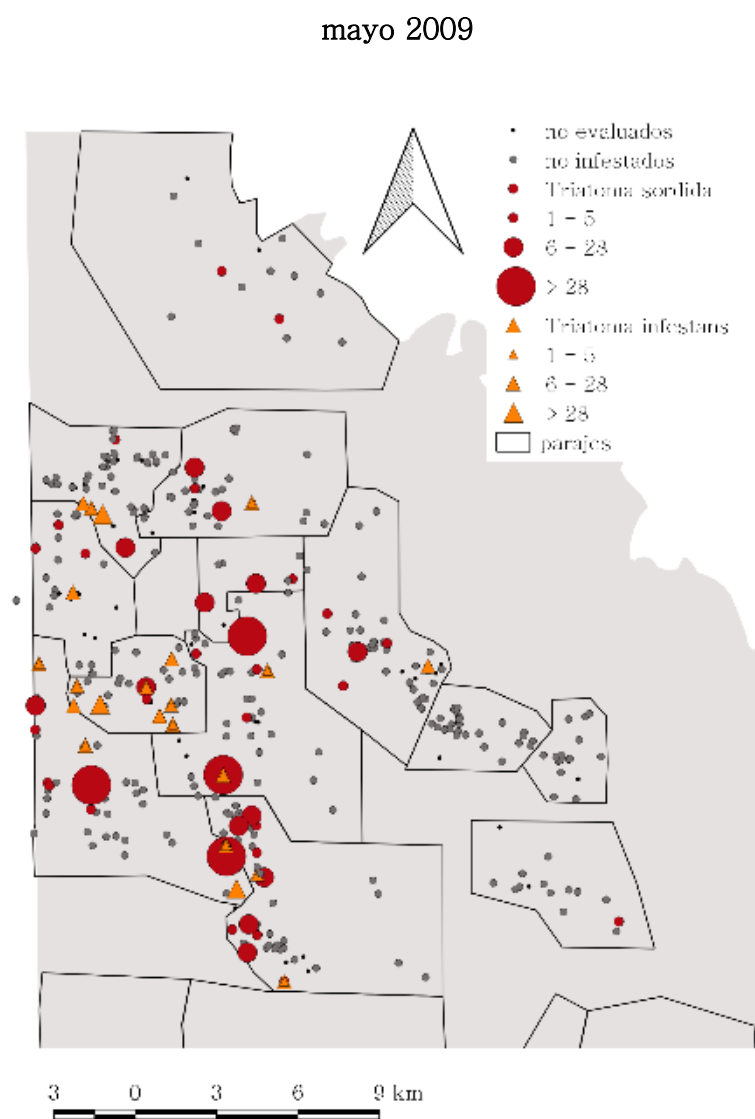


Fig 6.5 Continuación.

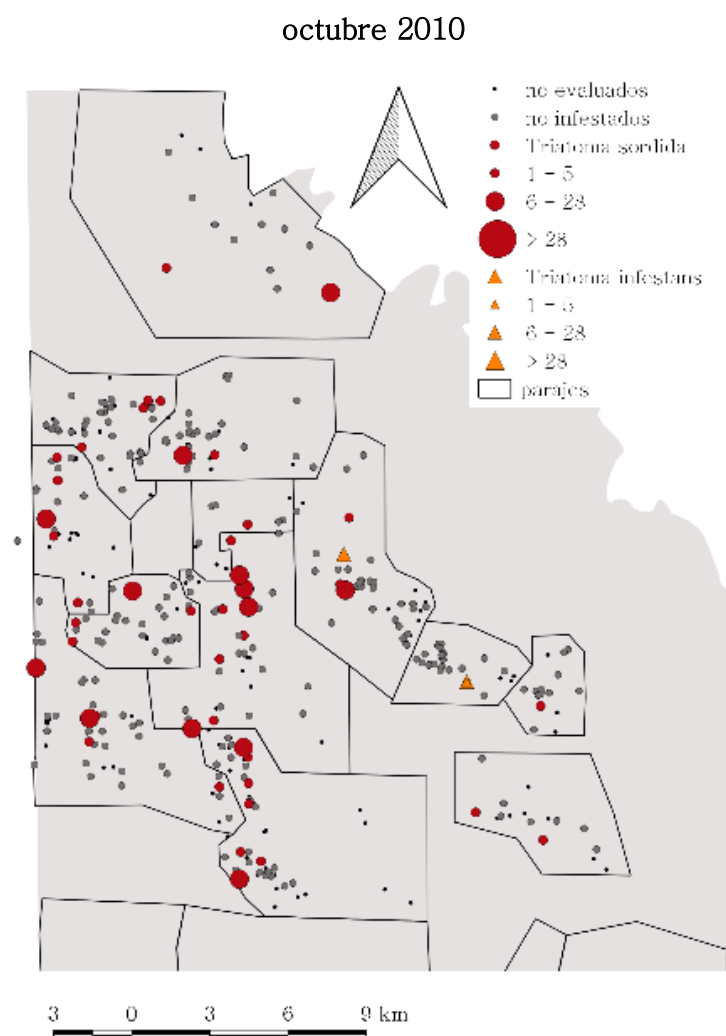
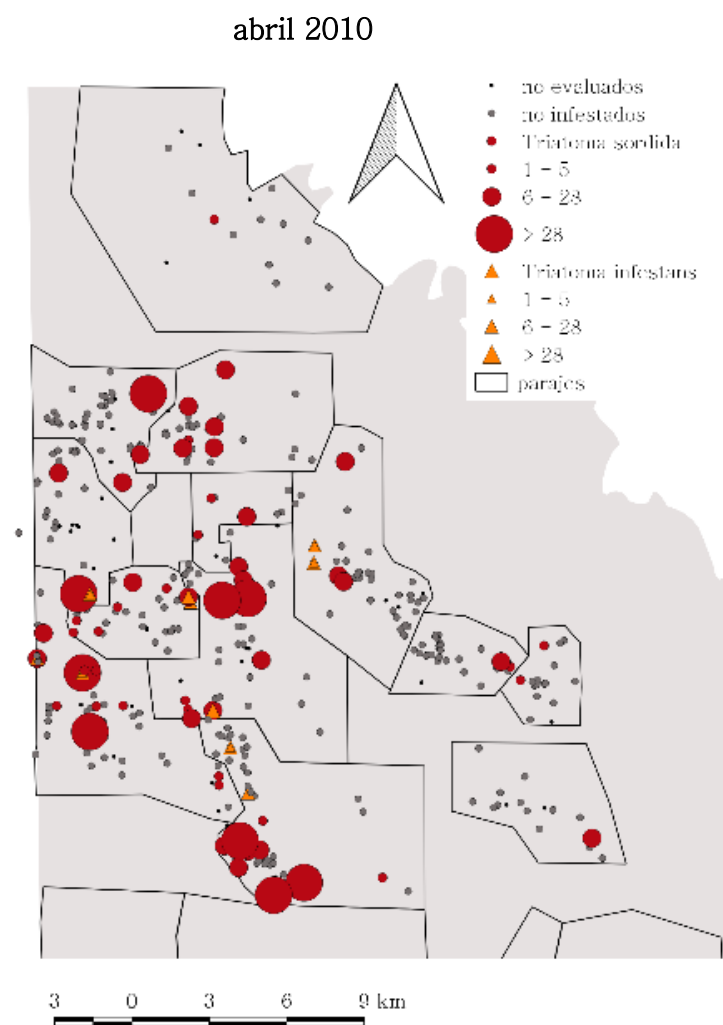
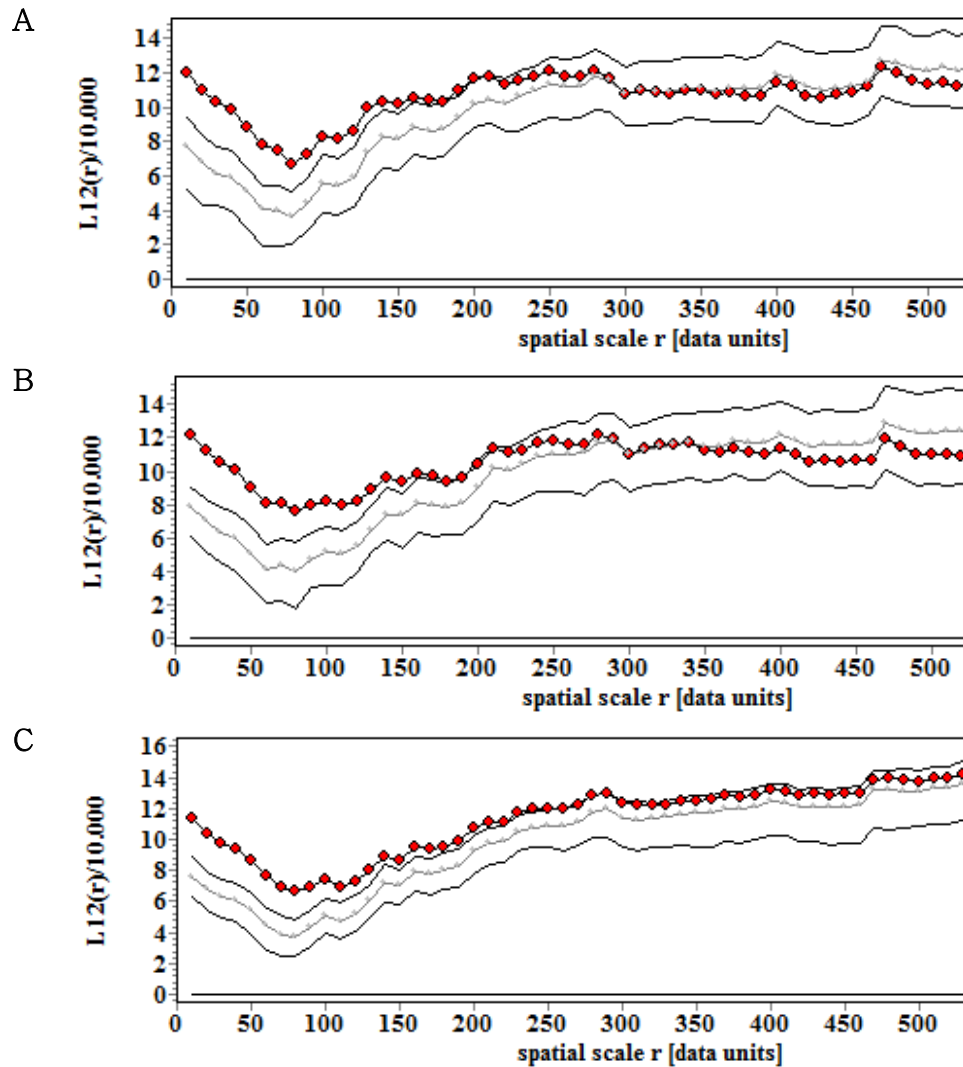


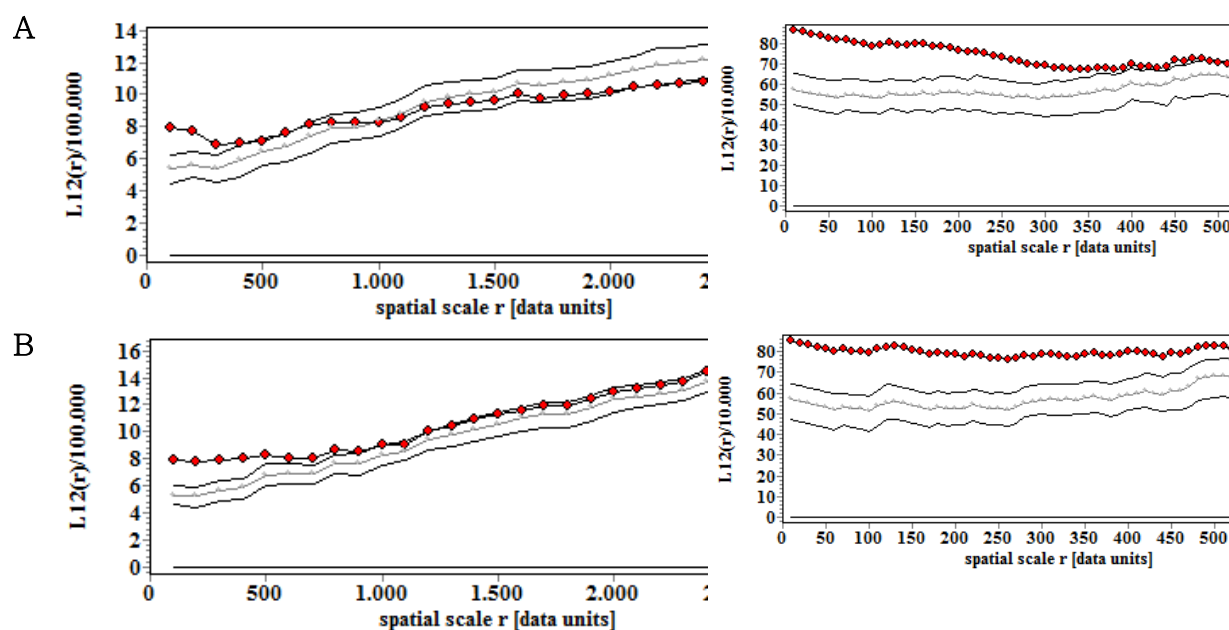
Fig 6.5 Continuación.

Los patrones espaciales de infestación siempre se asociaron a distancias cortas, para todos los pares de especies en ambas áreas de estudio. En Amamá, *T. garciabesi* estuvo asociada positivamente con *T. infestans* y *T. guasayana* hasta los 220 m (Fig. 6.6, A y B). La asociación para las especies *T. guasayana* y *T. infestans* se mantuvo hasta los 400 m (Fig. 6.6, C). A distancias superiores los patrones de infestación fueron indistinguibles de un patrón al azar.



**Figura 6.6** Análisis de patrón de puntos bivariado global para la ocurrencia de al menos un triatominos de cada especie en cada vivienda de Amamá en el período completo 1993–2002. El estadístico observado  $L_{1,2}(r)$  bivariado se muestra en puntos rojos, el valor esperado según el modelo nulo en gris, y el rango de valores contenido en el sobre de confianza para cada radio en negro. **A** *T. garciabesi* y *T. infestans*; **B** *T. garciabesi* y *T. guasayana*; **C** *T. infestans* y *T. guasayana*.

Para los patrones de puntos en Pampa del Indio en ambos periodos existe una asociación espacial entre las viviendas que estuvieron infestadas por *T. sordida* y *T. infestans* a distancias cortas. En el periodo previo a la intervención masiva del sistema (2007), a distancias mayores a los 2 km (escala de paraje) las especies se encontraron en repulsión (Fig. 6.7, A). En el periodo de vigilancia entomológica (2008-2010) la asociación positiva entre las especies se mantuvo a distancias mayores: hasta los 500 m el valor del estadístico de Ripley está muy por encima del sobre de confianza (Fig. 6.7, B), y permanece en la zona de asociación positiva a todas las escalas ensayadas.



**Figura 6.7** Análisis de patrón de puntos bivariado global para la ocurrencia de al menos un triatominos de las especies *T. infestans* y *T. sordida* en cada vivienda de Pampa del Indio hasta los 3 km de radio (izquierda) y detalle hasta los 500 m (derecha), según el periodo analizado: **A** previo a la intervención masiva del sistema (2007); **B** vigilancia entomológica 2008-2010. El estadístico observado  $L_{1,2}(r)$  bivariado se muestra en puntos rojos, el valor esperado según el modelo nulo en gris, y el rango de valores contenido en el sobre de confianza para cada radio en negro.

## 6.4 Discusión

Los resultados de este capítulo muestran que, lejos de haberse hallado evidencia de interacciones negativas entre las especies de triatominos que habitan en simpatria en las áreas estudiadas del Gran Chaco, la infestación por diferentes especies estaba asociada positivamente salvo en el caso de *T. guasayana* y *T. garciabesi*. Este patrón se observa para la infestación a escala de sitio puntual (y



aparece sólo para ciertos ecotopos según el par de especies considerada) y también de vivienda.

La comparación entre las etapas previas (2007) y posterior (2008–2010) a la intervención masiva del sistema en Pampa del Indio permite evaluar los cambios en un sistema donde la principal diferencia es la reducción en la presencia y abundancia de los triatominos. En la etapa de mayor abundancia de *T. infestans*, la infestación por *T. sordida* y por *T. infestans* fue independiente en los depósitos, cocinas, habitaciones de personas y otros sitios poco frecuentes del peridomicilio. Este resultado señala que luego de un período prolongado de ausencia de intervenciones de control vectorial y con elevada abundancia en las colonias de *T. infestans*, el patrón observado resulta compatible con el desplazamiento de *T. sordida*. Posteriormente se modifican la cantidad y el tipo de sitios que ocupa *T. sordida* cuando *T. infestans* retrocede en el área de estudio. Lo mismo se verifica a nivel de vivienda, donde a escalas de paraje las viviendas infestadas con *T. infestans* no son las mismas que las infestadas con *T. sordida* (2007). Este patrón se pierde por completo al analizar la etapa de vigilancia entomológica (2008–2010), donde las infestaciones de cada par de especies están asociadas. No fue posible evaluar este cambio en el área de estudio Amamá, ya que el período analizado allí abarca únicamente la etapa de vigilancia posterior a la intervención masiva del sistema en 1992. Las elevadas abundancias de *T. infestans* detectadas en 1992 no se recuperaron durante el período estudiado (1993–2002).

Para las etapas de vigilancia en ambas áreas de estudio, a nivel de sitio la infestación por dos especies de triatominos tendió a variar entre ecotopos, con los valores OR más altos en ecotopos con gallinas y en cocinas, depósitos, habitaciones y otros sitios poco frecuentes del peridomicilio. *T. garciabesi* y *T. guasayana* fueron el único par de especies para el que se verificó independencia a nivel de sitio. Sin embargo, cada una fue más probable en compañía de *T. infestans* que sola, lo que resalta que *T. infestans* es mucho más versátil y flexible que estas especies de triatominos silvestres. Para los corrales de cabras y ovejas y los de cerdos, los focos mixtos fueron más probables que los uniespecíficos sólo para el par *T. infestans*–*T. sordida* en el Chaco húmedo.

Existe consenso en que *T. infestans* puede resultar mejor competidora que *T. sordida* en términos de una mayor supervivencia, tiempos de desarrollo (más breves para *T. infestans*) y una mayor habilidad para conseguir eventos de alimentación (Noireau et al. 1996, Oscherov et al. 2004). En ensayos experimentales de competencia llevados a cabo con 3 poblaciones cerradas (2 monoespecíficas y 1 mixta) con 178 ninfas y 116 huevos iniciales de cada especie y 1 gallina como fuente única de alimentación en gallineros experimentales de 0,8 m<sup>2</sup>, *T. sordida* fue excluida competitivamente luego de un período de 6 meses (Oscherov et al. 2004). Las

densidades poblacionales ensayadas experimentalmente exceden notablemente las densidades halladas en las poblaciones de triatominos en las viviendas rurales del área de estudio durante la etapa de vigilancia entomológica. Es poco probable que los efectos negativos de la competencia se verifiquen con las bajas densidades observadas a campo. Así, la competencia entre especies de triatominos no sería una explicación plausible para el patrón de segregación observado.

El mecanismo por el que podría generarse un patrón de ocupación de sitios y viviendas segregado entre especies compatible con la ocurrencia de competencia interespecífica, puede reducirse a dos preguntas interrelacionadas: si los triatominos sufren regulación de su tamaño poblacional, y si esa regulación se debe a un recurso limitado que puede ser compartido con individuos de otra especie. La regulación de las poblaciones de triatominos debido a su propia densidad permanece como un fenómeno elusivo. Noireau y Dujardin (2010) realizaron una revisión de los aspectos biológicos de los triatominos donde transitan por el derrotero de los factores históricamente propuestos como reguladores de las poblaciones (temperatura, depredadores naturales) para los cuales no fue posible hallar evidencia suficiente. Entre ellos, se verificó la falta de mortalidad densodependiente de *T. infestans* criados en condiciones naturales, para el estadio huevo (Gorla y Schofield 1985) y todos los estadios ninfales y adultos (Gorla y Schofield 1989), y para *R. prolixus* en todas sus tasas vitales específicas por estadio ni en la tasa instantánea de crecimiento poblacional, a pesar de haber utilizado abundancias muy por encima de los valores registrados normalmente en las colonias a campo (Rodríguez y Rabinovich 1980). Adicionalmente, se encontraron relaciones inversas entre la densidad y la mortalidad a partir de tablas de vida para *R. prolixus* con abundancias registradas sin error mediante la disección de 13 viviendas (Rabinovich 1985), indicando que colonias más abundantes sufrirían menor mortalidad. En cambio, sí se ha registrado evidencia del efecto de la disponibilidad de refugio (Cecere et al. 2003, resultados de esta tesis) y del acceso a las fuentes de alimentación. El acceso limitado a la sangre provocaría eventos de alimentación parciales, generando una disminución directa de la fecundidad, e indirecta, a través de un mayor tiempo para la transición entre estadios ninfales (Schofield 1980, 1982). Considerando este posible mecanismo de competencia, es relevante tener en cuenta la cantidad de hospedadores disponibles. Sin embargo, la relación entre la abundancia de una colonia de triatominos y la disponibilidad de hospedadores no es un patrón establecido inequívocamente para diferentes especies y tipos de hospedadores (Gürtler et al. 2014b, Levy et al. 2014). Esto pone de manifiesto que las relaciones antagónicas debido a fuentes de alimentación limitantes, aún en caso de existir, deberían abordarse para cada ensamble de triatominos y tipo de hospedadores, y explorar los rangos numéricos en los que esas relaciones son válidas.

El segundo aspecto a considerar es si existen recursos compartidos entre diferentes especies que puedan ser limitantes y desencadenar efectos densodependientes sobre las tasas vitales. Los dos recursos más importantes para la biología de los triatominos son la fuente de alimento, y el refugio donde pasa las horas diurnas. *T. sordida* ha sido asociada a la alimentación en aves (Rabinovich et al. 2011), aunque se ha probado su alimentación sobre otros animales silvestres y de la vivienda rural e incluso el ser humano (Lorosa et al 2000, Falavigna Guilherme 2001, Diotaiuti et al 1993), sin preferencia entre mamíferos y aves (Crocco & Catalá 1997). La capacidad de alimentación ecléctica, sobre un gran número de especies de hospedadores diferentes, se asocia a las especies de triatominos que pueden habitar diferentes ecotopos. Es el caso de *T. infestans* y *T. sordida*, que poseen colonias silvestres en sus áreas de distribución tanto en huecos o piedras en el suelo como en las copas de los árboles (Galvão y Justi 2015). No hay motivos para descartar que *T. garciabesi* se alimente también sobre los animales que hospedan los ecotopos que puede habitar, los que incluyen aves de corral pero también cabras, cerdos y roedores. Los hospedadores que habitan el peridomicilio de la vivienda rural serían una fuente potencial de alimento para todos los triatominos analizados aquí. Por otro lado, existen fuertes evidencias de que las señales químicas que liberan los triatominos y que señalan refugios adecuados no son específicas, sino que serían interpretadas por otras especies de triatominos (Cruz-Lopez et al. 1993, Mota et al. 2014). En particular, un ensayo experimental sobre ninfas de las 3 especies del ensamble de Amamá (*T. garciabesi*, *T. guasayana* y *T. infestans*) mostró que las heces de *T. infestans* y *T. guasayana* fueron capaces de atraer a ninfas de las 3 especies, mientras que las heces de *T. sordida* no fueron capaces de atraer a *T. guasayana* (Lorenzo Figueiras y Lazzari 1998), la única relación independiente a nivel de sitio que encontramos en este capítulo.

Los análisis realizados en este capítulo tienen dos limitaciones principales. En primer lugar, las pruebas de independencia realizadas no distinguen variables respuesta ni variables independientes. La métrica que distingue la independencia de la falta de independencia (o asociación) está dada por la magnitud y variabilidad del OR, un cociente entre probabilidades complementarias que se construye con los cuatro casos posibles de la tabla de contingencia: las presencias simples de cada especie, y también las ausencias y presencias dobles (Quinn & Keough 2002). Es inevitable que las probabilidades que componen esta razón sean dependientes de la cantidad de casos que se registran para cada nivel de clasificación de la tabla de contingencia, que en este caso tiene todos sus valores marginales libres. Las ausencias dobles son mucho más frecuentes que todos los demás casos y juegan un rol importante afectando diferencialmente las proporciones que componen el OR de cada comparación. Un análisis con modelos lineales que permitan flexibilidad para la

heterogeneidad de varianza debido al desbalance entre casos y aborden patrones secuenciales en el tiempo permitiría refinar el análisis aquí realizado. En segundo lugar, la infestación de una vivienda en algún momento del período completo de análisis (3 años para Pampa del Indio, 10 para Amamá) fue el criterio para elaborar los patrones de infestación por especie para el análisis espacial. Este criterio, necesario para poder acumular el número de casos necesario para efectuar el análisis, no tiene en cuenta las variaciones temporales cuya relevancia quedó en evidencia en el análisis de regresión logística condicional. Este enfoque podría complementarse con el uso de estadísticos espaciales más robustos a ocupaciones bajas o con la subdivisión del análisis en plazos temporales más breves (en especial para Amamá).

De esta evaluación general surge que sería posible que a densidades altas se observaran interacciones negativas entre poblaciones de diferentes especies de triatomos, probablemente mediadas por la irritación del hospedador (Schofield et al. 1986). Los sistemas analizados aquí, bajo vigilancia y control vectorial, se caracterizan por poseer abundancias bajas de triatomos. En esas condiciones se espera que el crecimiento de las poblaciones sea densoindependiente (Rabinovich 1985). La ausencia de interacciones negativas entre especies probablemente se deba a la baja abundancia de los triatomos, y no se puede excluir la posibilidad de que esos fenómenos eventualmente cobraran relevancia cuando se permita que las abundancias de *T. infestans* y de las otras especies de triatomos alcancen valores mucho mayores.

De la evaluación general también se desprende que la infestación que observamos a campo señala lugares que serían potencialmente adecuados para más de una especie de triatomo. Los resultados de este capítulo señalan que la infestación por una especie de triatomo indica un espacio habitable por la misma o por otra de las especies estudiadas. La ocupación observada por triatomos secundarios es un indicio sobre la eventual infestación por *T. infestans* y por las demás especies analizadas en cada área. En particular en el Chaco argentino, los mapas de riesgo elaborados para dirigir las intervenciones de los programas de control de vectores en las áreas afectadas podrían considerar la ocupación de estos triatomos secundarios como indicadores de riesgo de ocurrencia de la especie objetivo, *T. infestans*.

## 7. El ambiente como determinante de la infestación de las viviendas con triatominos

---

### Resumen

Los patrones de distribución geográfica de triatominos observados a escalas regionales o zonales no serían suficientes para comprender los patrones de ocupación a las escalas de paraje, vivienda o sitio, ni los procesos que los provocan. La proximidad a áreas silvestres ha sido considerada un factor de riesgo para la infestación de las viviendas debido a la posibilidad de que alberguen colonias de triatominos capaces de infestar y reinfestar las viviendas. Esto podría ser relevante para *T. sordida*, para quien se conocen focos silvestres en Pampa del Indio, pero no para *T. infestans*. El principal objetivo que guía este capítulo es elaborar una clasificación de las coberturas del suelo a escala regional en el municipio de Pampa del Indio y zonas vecinas, y evaluar su asociación con los patrones de infestación y reinfestación de *T. sordida* y *T. infestans* en el área de estudio. Para ello se consideró la cobertura de la vegetación, que se considera da testimonio de las condiciones ambientales (temperatura, humedad) históricas que permitieron que se desarrollara la cobertura que observamos en la actualidad, y el tipo de cobertura del suelo que da cuenta de las prácticas productivas de las viviendas, las que podrían favorecer o disminuir el riesgo de infestación por triatominos. Se definieron grupos de vegetación de acuerdo con la clasificación de la composición específica de 49 censos de vegetación distribuidos en todo el municipio. Las clases de vegetación junto con puntos de verdad de campo con vegetación baja y áreas sin cobertura sirvieron para entrenar una clasificación supervisada de imágenes satelitales Landsat 5 y 8 correspondientes al período previo a la intervención del sistema (2007) y de vigilancia entomológica (2008–2014). El entorno de las viviendas en radios de 100, 300 y 500 m se caracterizó de acuerdo con el área ocupada por cada cobertura. Con la proporción ocupada por cada cobertura, al no ser independientes entre sí, se generaron 3 ejes ortogonales mediante un análisis de componentes principales que describieron su variación. Los valores que tomó cada vivienda sobre estos ejes se utilizó como variable respuesta en una regresión logística. *T. infestans* no estuvo asociada a variables de cobertura de la tierra antes de la intervención del sistema, a diferencia de *T. sordida*, ambos patrones esperados. Sin embargo, la frecuencia de reinfestación para ambas especies se relacionó negativamente con la cobertura de bosques húmedos, y positivamente con áreas reducidas de bosque. Esto señala que el aumento de áreas sin vegetación se asocia a un mayor riesgo de infestación tanto para especies silvestres como domésticas, lo que permitiría desarrollar mapas de riesgo que incorporen esta información y guíen los esfuerzos de control en forma más eficiente.

## 7.1 Introducción

La distribución geográfica de las diferentes especies de triatominos ha sido estudiada históricamente para establecer las áreas que se encuentran bajo riesgo de transmisión de la enfermedad de Chagas. Los rangos de valores de temperatura y humedad que pueden habitar *T. infestans* y otras especies epidemiológicamente relevantes se establecieron a través de observaciones del ciclo de vida en zonas con diferente clima (Hack 1955), y a través de experimentos con colonias de triatominos bajo diferentes condiciones (Carcavallo & Martínez 1972, Zeledón et al. 1970, Catalá 1991), los que mostraron diferencias en la cantidad de generaciones anuales y fecundidad y en la frecuencia de alimentación. La distribución geográfica de los triatominos a nivel global se asocia con la latitud y la altitud: en áreas tropicales o subtropicales, y entre los 100 y 1800 m.s.n.m. Sin embargo, las especies de mayor relevancia epidemiológica poseen rangos de distribución más amplios, justamente debido a su capacidad para habitar estructuras antrópicas cuyas variaciones microclimáticas no coinciden con las observadas climáticamente a escala regional (Carcavallo et al. 1999). Los patrones observados a escalas regionales o zonales no serían suficientes o relevantes para comprender los patrones de ocupación de los triatominos a la escala del paraje, vivienda o sitio, ni los procesos que los provocan.

En capítulos anteriores analicé la ocupación y abundancia de triatominos en las viviendas de dos áreas rurales de la región del Gran Chaco a partir de las características intrínsecas de los sitios y viviendas: la calidad de los sitios individuales de acuerdo con su principal función (la que resume características de construcción e intervención antrópica), la cantidad y tipo de animales hospedadores, la capacidad para sostener colonias abundantes, la distancia que separa los sitios entre sí, la intervención con insecticida de poder residual, y las posibles interacciones antagónicas con otras especies coexistentes. Cada uno de estos factores podría explicar por sí mismo el establecimiento y colonización de los sitios de las viviendas de las personas (capítulo 1, Abad-Franch et al. 2010). Sin embargo, ignora el proceso de movimiento en el espacio que está asociado a la inmigración y emigración de los triatominos. El movimiento de los triatominos ocurre en el espacio, a distancias cortas cuando los insectos se movilizan caminando, o largas cuando lo hacen mediante el vuelo (con origen en colonias con escasez de alimento que pueden ser tanto silvestres como (peri)domésticas), o aún más largas cuando se trata de transporte pasivo. La proximidad a áreas silvestres ha sido considerada un factor de riesgo para la infestación de las viviendas por *T. dimidiata* (Dumonteil et al. 2013) y *T. pallidipennis* (Ramsey et al. 2005) en México, *T. pseudomaculata* (Walter et al. 2005), y *T. sordida* y *R. neglectus* (Forattini et l. 1983) en Brasil. Los ambientes silvestres que alberguen colonias de triatominos y se encuentren en las cercanías de las viviendas de las personas podrían representar un mayor riesgo de infestación

y reinfestación por triatominos, en especial para *T. sordida*, para quien se conocen focos silvestres en Pampa del Indio (Alvarado-Otegui et al. 2012).

La vegetación ha sido utilizada para explicar el riesgo de infestación a escala local para aquellas especies de triatominos íntimamente asociadas a algunas formaciones vegetales como palmeras y bromeliáceas, probablemente a través de la presencia de sus hospedadores específicos (nidos comunales de psitácidos, roedores, etc) (Galvão y Justi 2015). Adicionalmente se han podido establecer relaciones entre la presencia de triatominos y variables ambientales que resumen características de las zonas o regiones de acuerdo con: latitud, longitud y altitud (Carcavallo 1999), la temperatura anual mínima en la superficie del suelo, la temperatura del aire, la amplitud térmica, el déficit de presión de vapor (VPD) y otras variables climáticas y ambientales derivadas, como el índice verde normalizado (NDVI) a lo largo de series temporales extensas (Gorla 2002, Porcasi et al. 2006, Arboleda et al. 2009, Carbajal de la Fuente et al. 2009). Sin embargo, estos estudios se han enfocado en unidades de análisis a escalas definidas por la información disponible: la escala de la información meteorológica (la base de datos WorldClim, imágenes de resolución baja MODIS), y de las imágenes satelitales a partir de las cuales se realizan modelos de coberturas de la tierra (NOAA-AVHRR, de baja resolución). La cobertura de la vegetación da testimonio de las condiciones ambientales (temperatura, humedad) históricas que permitieron que se desarrollara localmente la cobertura que observamos en la actualidad. La interpretación a campo de la cobertura de la tierra permite elaborar un modelo de cobertura de alta resolución espacial, y que resume un proceso extendido a través de muchos años de desarrollo.

Los habitantes del área rural utilizan y generan diferentes coberturas de la tierra de acuerdo con el tipo de actividad productiva y forma de vida que desarrollan. La configuración espacial de las viviendas y el tipo de cobertura de la tierra que las separa podrían resumir el grado de contacto que pueden tener los habitantes con sus áreas silvestres y las prácticas productivas que favorezcan o disminuyan el riesgo de infestación por triatominos. Así, en áreas de mayor productividad agrícola-ganadera extensiva donde se realicen fumigaciones con insecticidas para los cultivos, debido a la deriva de insecticida en el momento de la aplicación y al acceso y familiaridad de los habitantes con el uso de insecticidas, se esperaría que las viviendas y parajes que presenten estas características posean un menor riesgo de infestación por triatominos.

En este capítulo ensayo un nuevo enfoque de análisis de la infestación y reinfestación por los triatominos *T. infestans* y *T. sordida* en el área de estudio Pampa del Indio donde incorporo el ambiente que circunda a cada vivienda como un elemento relevante en los procesos de inmigración de triatominos a las viviendas:

elaboro un modelo de coberturas de la tierra y evaluó su posible asociación con los patrones espaciales de infestación observados en el sistema antes de la intervención, y durante el período completo bajo vigilancia entomológica.

#### 7.1.1 Objetivos e hipótesis

La principal idea que guía este capítulo es que las colonias de triatominos silvestres y domésticos que se constituyen en fuentes de infestación y reinfestación presentan determinantes ambientales de su probabilidad de ocurrencia y establecimiento a múltiples escalas espaciales (desde microhábitat hasta regionales, de temperatura y humedad) que podrían resumirse en una caracterización adecuada de las coberturas del suelo. Las características ambientales de las áreas circundantes a las viviendas pueden caracterizarse según la vegetación que sostienen: diferentes clases de bosques, vegetación baja o de disturbio (que incluye actividades agrícolas), y ausencia de vegetación (e.g., peladales que rodean viviendas, coberturas de alta reflectividad). El principal objetivo de este capítulo es elaborar una clasificación de las coberturas del suelo a escala regional en el municipio de Pampa del Indio y zonas vecinas, y evaluar su asociación con los patrones de infestación y reinfestación de *T. sordida* y *T. infestans* en el área de estudio.

##### Hipótesis 1

1. El patrón de ocupación de los triatominos en la etapa previa a la intervención del sistema depende de las coberturas del suelo.

##### Predicciones

- a. La ocupación por *T. sordida* será más frecuente en las viviendas rodeadas por bosque, y menos frecuentes en aquellas rodeadas por áreas sin cobertura.
- b. El patrón de ocupación por *T. infestans* emergente de todo el período no dependerá de la cobertura de bosques.

##### Hipótesis 2

2. La frecuencia de reinfestación de los triatominos observado durante la etapa de vigilancia entomológica depende de las coberturas del suelo circundantes a las viviendas.

##### Predicciones

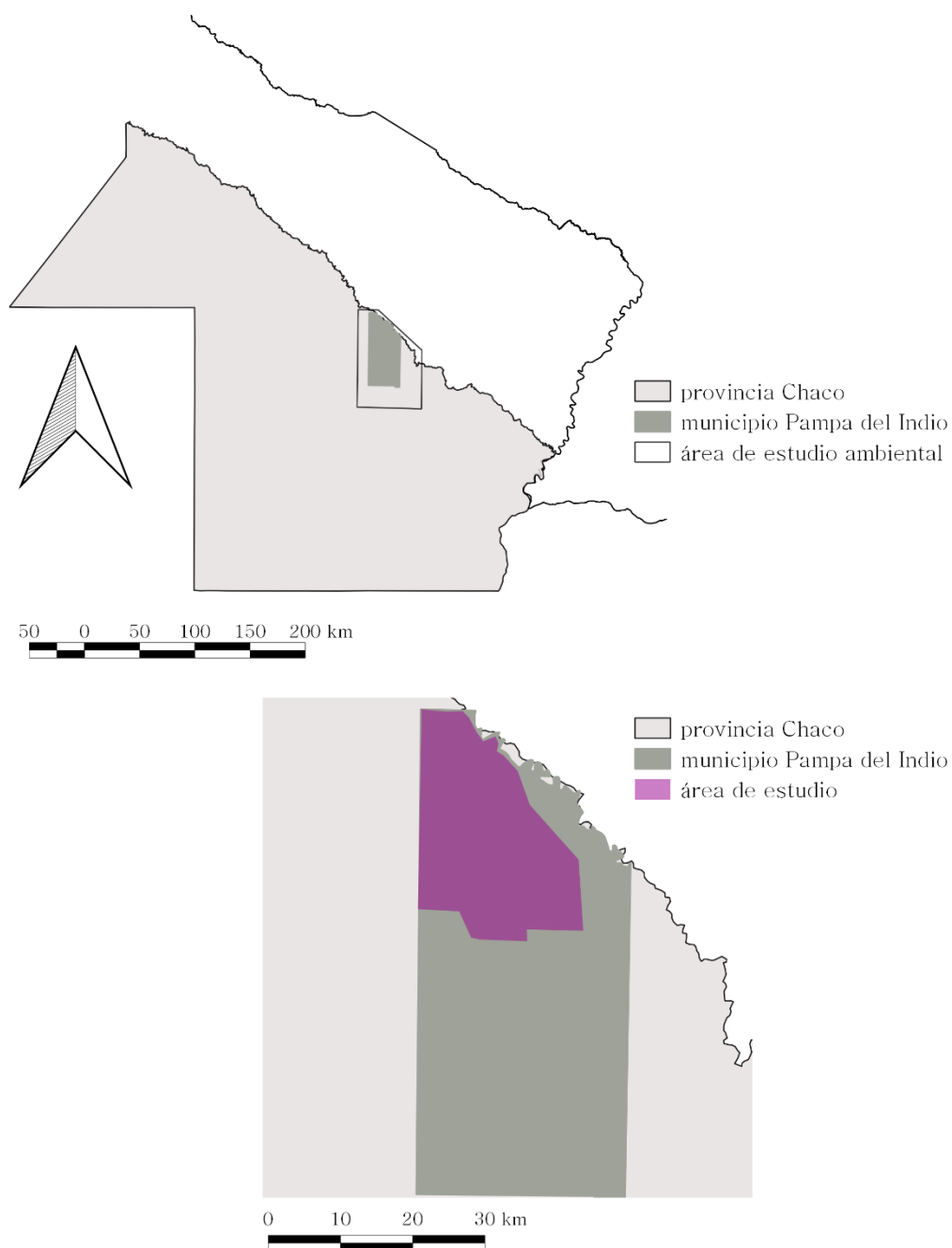
- c. La frecuencia de reinfestación de viviendas para *T. sordida* será mayor para las viviendas rodeadas por bosque y vegetación baja, y menor para aquellas rodeadas por áreas sin cobertura.
- d. La frecuencia de reinfestación de viviendas para *T. infestans* no dependerá de las coberturas que rodean la vivienda.



## 7.2 Materiales y métodos

### 7.2.1 Área de estudio

El área utilizada para el análisis e interpretación ambiental abarcó al Municipio de Pampa del Indio en su totalidad y un área circundante a 15 km en promedio de cada lado, totalizando un área de 580 ha. La interpretación ambiental se aplicó a los análisis de infestación y reinfestación de las viviendas en el área norte ("1") de Pampa del Indio (Figura 7.1).



**Figura 7.1** Área utilizada para el análisis ambiental (gris) y área de aplicación de sus resultados (violeta) en la provincia de Chaco.

### 7.2.2 Clasificación de imágenes satelitales

La clasificación de las coberturas del suelo se realizó sobre dos imágenes satelitales de la serie Landsat: una imagen Landsat 5 TM, correspondiente al período previo a la intervención del sistema (diciembre 2006), y una imagen Landsat 8 OLI/TIRS, correspondiente a la etapa final del período de vigilancia entomológica (agosto 2015). Ambas imágenes fueron obtenidas del portal de NASA en formato Level 1 y son de resolución espacial de 30 m de lado por píxel. Se calibraron radiométricamente a valores de reflectancia al tope de la atmósfera ( $\rho_{TOA}$ ) y se corrigieron atmosféricamente mediante el método del píxel oscuro. Todo el pre-procesamiento de las imágenes satelitales se realizó en R mediante las funciones contenidas en los paquetes *rgdal* (Bivand et al. 2017), *raster* (Hijmans 2016) y *RStoolbox* (Leutner y Horning 2017).

Las clases de cobertura de la tierra se basaron en la categorización utilizada por Forattini y colaboradores (1980) para explicar la distribución dinámica de los triatomíneos: vegetación boscosa y extensiones abiertas. Esta última incluye vegetación con individuos de pequeño o mediano porte, herbáceas, pastizal y en general mayor exposición solar que las áreas boscosas. Se consideró además una categoría de áreas sin cobertura vegetal, llamadas a veces *peladales*.

La clasificación de cada imagen requirió el entrenamiento del algoritmo de máxima verosimilitud en áreas conocidas en terreno. Estas áreas de entrenamiento se consideraron iguales en ambas imágenes para el caso de los bosques: se asumió que la composición específica y abundancia relativa de los ejemplares leñosos adultos observados en 2014–6 estaban presentes y no variaron significativamente respecto a 2006. Para las áreas de vegetación baja o de disturbio y de peladales se utilizaron imágenes históricas de alta resolución del año 2005 contenidas en el portal Google Earth para identificar puntos en el espacio cuya cobertura fuera igual a la observada en puntos de campo del área tomados entre 2013 y 2016. La clasificación consideró 7 clases de coberturas del suelo de acuerdo con 5 tipos de bosque (producto del análisis realizado en este capítulo, ver a continuación), vegetación baja (que incluye campos cultivados, arbustales, humedales, y de disturbio en general), y áreas sin cobertura vegetal (con reflectividad alta y que incluyen suelo desnudo en peladales alrededor de las viviendas, campos de cultivo sin uso, y cuerpos de agua con mucho material en suspensión).

### 7.2.3 Interpretación de los bosques en clases

Se realizó el relevamiento de la vegetación leñosa durante octubre de 2014, marzo y agosto de 2015, y marzo, mayo y agosto de 2016. Se recorrieron 49 parcelas de 4 x 50 metros en las que se censaron todos los individuos con un DAP mayor a

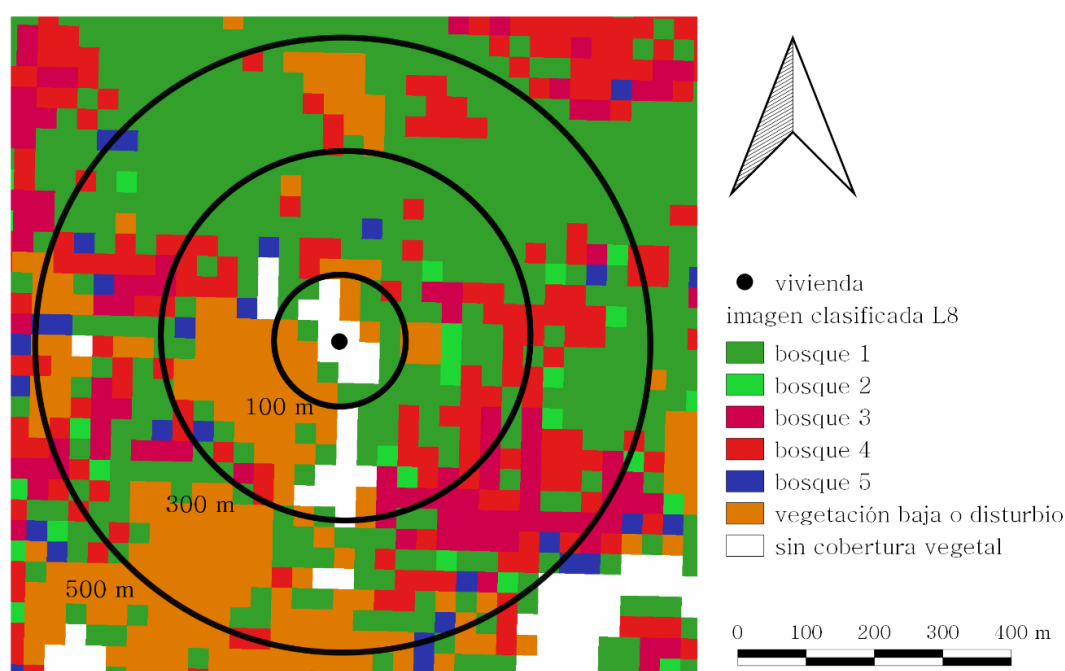
10 cm. Asimismo, dentro de cada parcela se definió un área de 2 x 20 metros en la que se registraron todos los individuos leñosos establecidos de más de 1 metro de altura, para conocer el estado de regeneración del bosque. A todos los individuos se los identificó hasta especie siempre que fue posible, principalmente en base a la morfología de las partes vegetativas, y en el material reproductivo cuando coincidió el relevamiento con las etapas fenológicas de floración y fructificación. Para ello se utilizaron claves de identificación de árboles y guías de campo que describen las especies de la región (Giménez y Moglia 2003, Peña Chocarro et al. 2012, Demaio et al. 2015), y la consulta a los habitantes del área. Se caracterizó al sotobosque y se registró la presencia de tocones que indican actividades de extracción selectiva de leña.

El análisis de los bosques se basó en la información de composición florística abordada mediante la diversidad  $\beta$  (la tasa de recambio de especies entre censos). Debido a las diferencias en diversidad  $\alpha$  existentes entre censos, se utilizaron los índices de Hill de ‘diversidad verdadera’. Los perfiles de diversidad indican a qué nivel se da el mayor grado de recambio entre censos: especies presentes, dominantes o comunes. Se analizó la matriz de caracterización de censos según abundancia de cada especie leñosa de acuerdo con el estadístico de Hopkins (Hopkins y Skellam 1954), y se definió que la matriz es susceptible de ser segmentada. La disimilitud entre censos se midió según la distancia de Bray–Curtis, y se utilizó el algoritmo de unión de censos de acuerdo con el valor promedio del conglomerado en un análisis jerárquico aglomerativo implementado en R en el paquete *factoextra* (Kassambara y Mundt 2017). Al no estandarizar los datos, las diferencias entre censos se ponderaron de acuerdo a la riqueza, la que se halla asociada positivamente a la densidad de árboles de cada parcela. Así, se priorizaron las diferencias en el número total de individuos en un área en vez de las relaciones de abundancias entre especies particulares. El número sugerido de conglomerados se analizó mediante los métodos de cambio de curvatura, Silhouette y Gap statistic (Albalade et al. 2011, Mirkin 2011).

#### 7.2.4 Análisis

A partir de la imagen clasificada en coberturas del suelo para 2006 y 2015 se consideraron radios de tamaño 100, 300 y 500 m centrados en cada una de las 394 viviendas del área de estudio (Figura 7.2). Cada radio se utilizó para caracterizar ambientalmente el área que rodea a las viviendas en la pre-intervención del sistema (según la imagen clasificada de 2006) y durante la vigilancia entomológica (según la imagen de 2015). Esta caracterización ambiental se basó en el porcentaje ocupado por cada cobertura del suelo en la clasificación (Roux et al. 2011b). Debido a que estas variables no pueden variar libremente por estar restringidas en número al total

que se incluye en el radio y tampoco son independientes entre sí, se construyeron 3 ejes ortogonales entre sí que explicaron la mayor parte de la variación de coberturas entre las viviendas, mediante un análisis de componentes principales implementado en el paquete FactomineR. Los valores que tomó cada vivienda sobre cada uno de los 3 primeros ejes se consideraron variables explicativas.



**Figura 7.2** Caracterización ambiental del área que circunda a cada vivienda (punto negro) a tres escalas espaciales: radios concéntricos a 100, 300 y 500 m. De fondo, la imagen satelital Landsat 8 de 2015 clasificada según las categorías indicadas.

Se construyeron modelos lineales generalizados para la abundancia de triatomíneos de cada especie durante la etapa inmediatamente previa al rociado de todas las viviendas con insecticida (2007), para cada radio (100 m, 300 m, 500 m), bajo la distribución de Poisson o la Binomial negativa cuando hubo sobredispersión. Para la etapa de vigilancia entomológica (2008–2016), se elaboró una variable que resume el riesgo de reinfestación de cada vivienda: frecuencia de reinfestación relativo a frecuencia de evaluación. Para ello se cuantificó el número de veces que la vivienda fue evaluada a lo largo del periodo de vigilancia entomológica que contuvo 11 evaluaciones entomológicas en total. Se consideró la frecuencia de infestación de cada vivienda para cada especie de triatómino como variable respuesta en modelos lineales generalizados para cada radio, bajo la distribución Binomial, y con los valores que tomó cada vivienda sobre los tres primeros ejes del PCA como variables explicativas. Estas variables se generaron ortogonales entre sí, por lo que no se consideraron interacciones entre ellas. En todos los casos la selección del modelo

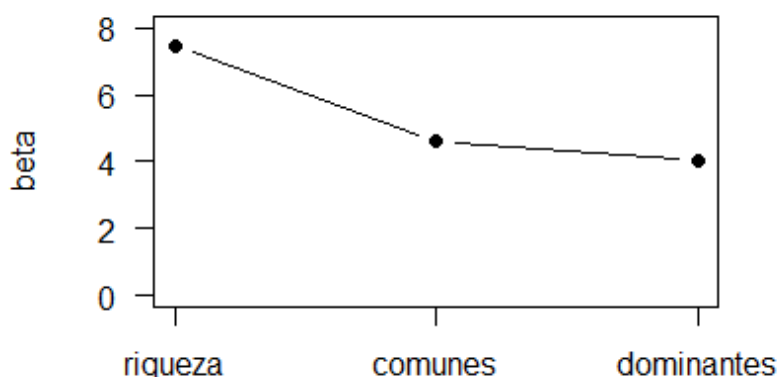
se consideró bajo un paradigma de criterio de información, y se promediaron todos aquellos modelos que difirieran en menos de 4 unidades de AIC.

## 7.3 Resultados

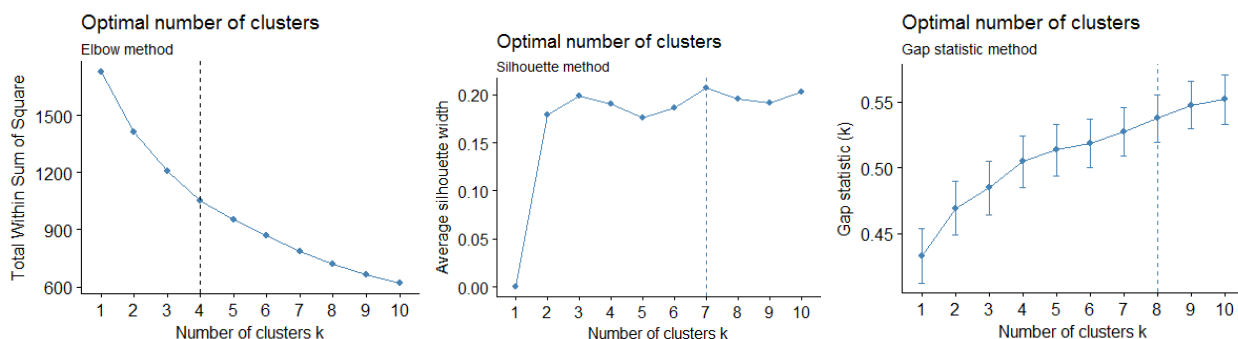
### 7.3.1 Clasificación de las coberturas del suelo

Los 49 censos de vegetación leñosa (24,7 ha) registraron un total de 615 individuos adultos de los cuales sólo 22 tienen pendiente su identificación, y 397 ejemplares jóvenes establecidos (56 sin identificación)

Los perfiles de diversidad  $\beta$  (la tasa de recambio de especies entre censos) indicaron que el mayor grado de recambio está dado a nivel de especies presentes, y no a nivel de especies dominantes o comunes. El número de comunidades diferentes fue entre 8 (si consideramos la riqueza) y 4 (si consideramos las especies comunes y las especies dominantes) (Fig. 7.3), y el número de conglomerados sugerido fue entre 7 y 8 según el análisis de la matriz (Fig. 7.4).



**Figura 7.3** Perfil de diversidad verdadera  $\beta$  para los 49 censos de vegetación realizados en el Municipio de Pampa del Indio.



**Figura 7.4** Análisis de la matriz de censos por abundancia de especies para establecer el número natural de grupos, según los métodos: **A** cambio de curvatura, **B** Silhouette y **C** gap statistic. El número de grupos naturales, señalado en la línea de puntos, se encuentra entre 4 y 8.

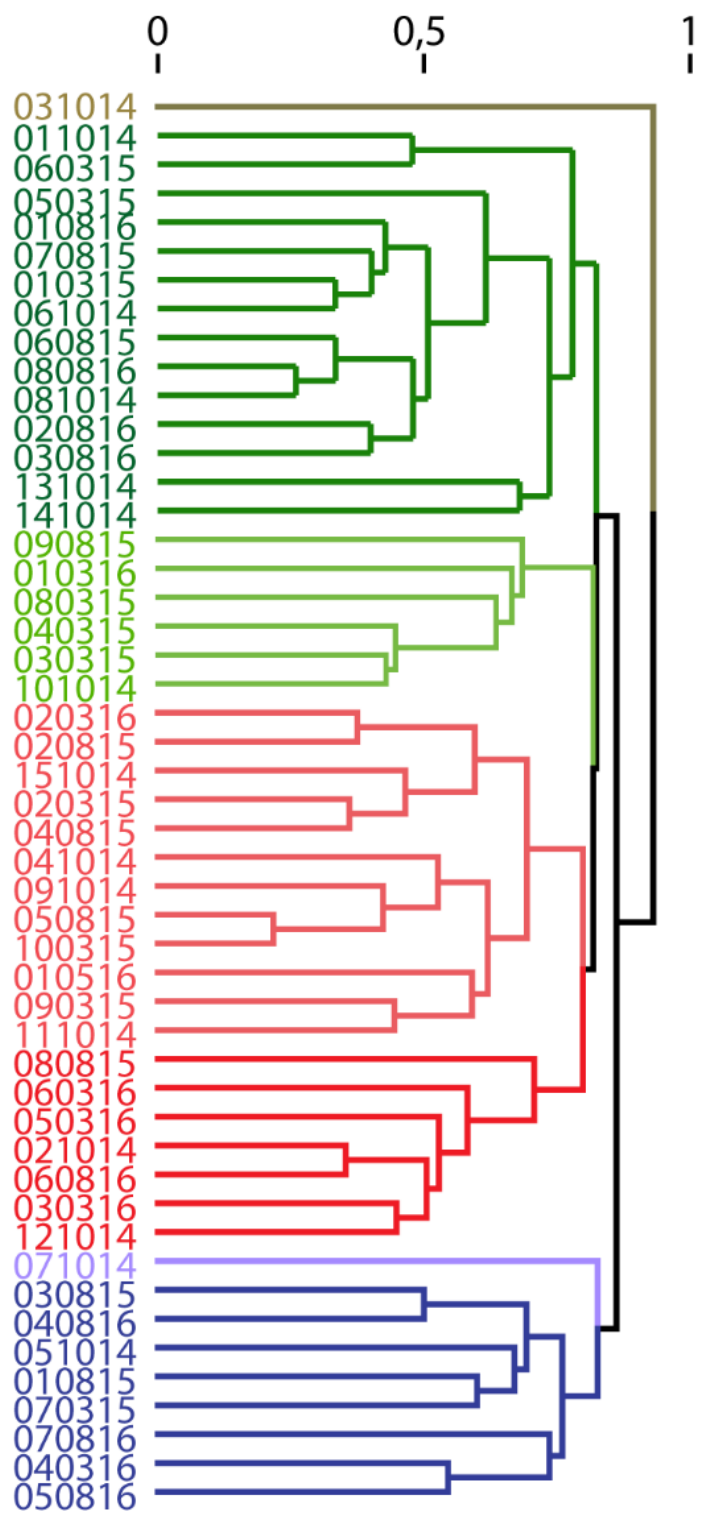
El agrupamiento obtenido a partir de un número previsto de grupos ( $k=7$ ) resuelve en forma adecuada 5 tipos de bosque, ya que muestra dos grupos compuestos por un solo censo (Fig. 7.5). El censo 031014 difiere de todos los demás. Al revisar los datos originales, este censo resultó ser un bosque muy abierto con muy pocos ejemplares leñosos, por lo que se decidió excluirlo de las áreas de entrenamiento de la clasificación. En el caso del censo 071014, se trata de un bosque similar a los que componen el grupo 5, grupo con el que posee mínimas diferencias, por lo que se resolvió incorporarlo a ese grupo.

El grupo 1 incluyó a los censos en bosques húmedos, con presencia y elevada abundancia de *Gleditsia amorphoides* (espino corona), *Enterolobium contortisiliquum* (timbó) y *Patagonula americana* (guayaibí). El grupo 2 tiene como denominadores comunes a *Acathocarpus praecox* (palo tinta) y *Sideroxylon obtusifolium* (guaraniná). El grupo 3 contiene bosques de guayaibí acompañados por *Phyllostylon rhamnoides* (palo lanza), *Diplokeleba floribunda* (palo piedra) y guaraniná. El grupo 4 (rojo) es el que menor integridad interna presenta en cuanto a riqueza, composición específica, y abundancia relativa. El grupo 5 incluye censos en bosques secos, con presencia y elevada abundancia relativa de quebrachos *Schinopsis balansae*, *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco* (colorado chaqueño, santiagueño y blanco, respectivamente), y otras especies características del quebrachal: *Caesalpinia paraguariensis* (guayacán), *Tabebuia heptaphylla* (lapacho), *Prosopis kuntzei* (itín), *Ruprechtia laxiflora* (virarú).

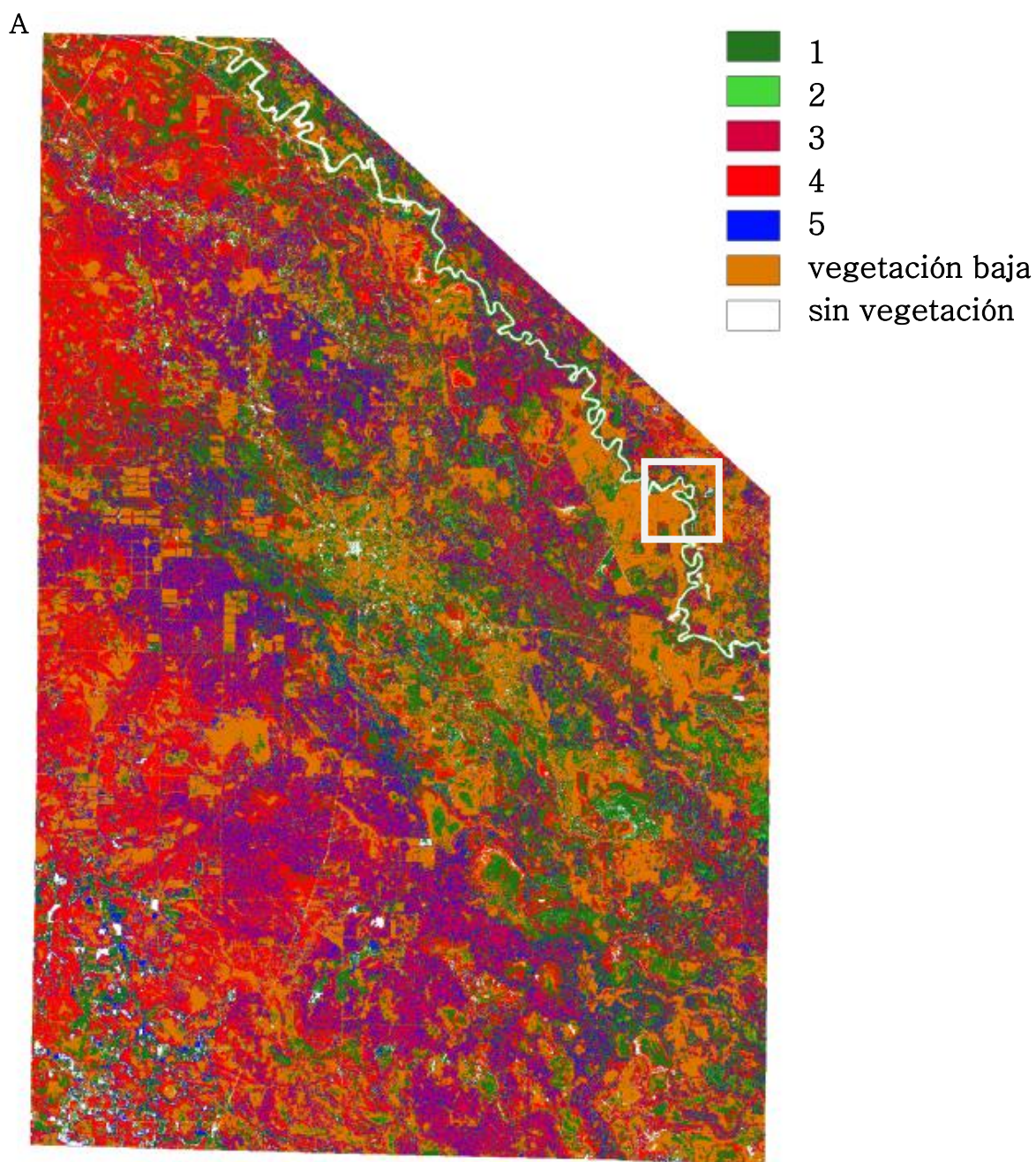
En líneas generales, los bosques se distinguen de acuerdo a las especies que contienen, y se agrupan las asociaciones de especies que representan condiciones más húmedas (bosque tipo 1) y más secas (bosques tipo 5, con especies pertenecientes al quebrachal). Las clases 2, 3 y 4 podrían representar asociaciones de especies en situaciones intermedias.

En base a los 5 grupos de bosques hallados, más las dos clases de coberturas de vegetación baja y sin vegetación, se obtuvieron las imágenes clasificadas para las etapas previa a la intervención con insecticidas (2007) y durante la vigilancia entomológica (2008–2014) (Figura 7.6 **A** y **B** respectivamente).

**Figura 7.5** (próxima página) Dendrograma producto de la clasificación de 49 censos de vegetación leñosa adulta en el área de estudio. De arriba a abajo grupos 1 a 5 según color.







**Figura 7.6** Coberturas del suelo clasificadas a partir de imágenes satelitales Landsat 5 TM **A** (detalle área en gris a la derecha) y Landsat 8 OLI/TIRS (**B**, página siguiente) del Municipio de Pampa del Indio y zonas aledañas. Las clases fueron entrenadas a partir de información de campo para los grupos de bosques (clases 1 a 5), vegetación baja y sin cobertura.





B

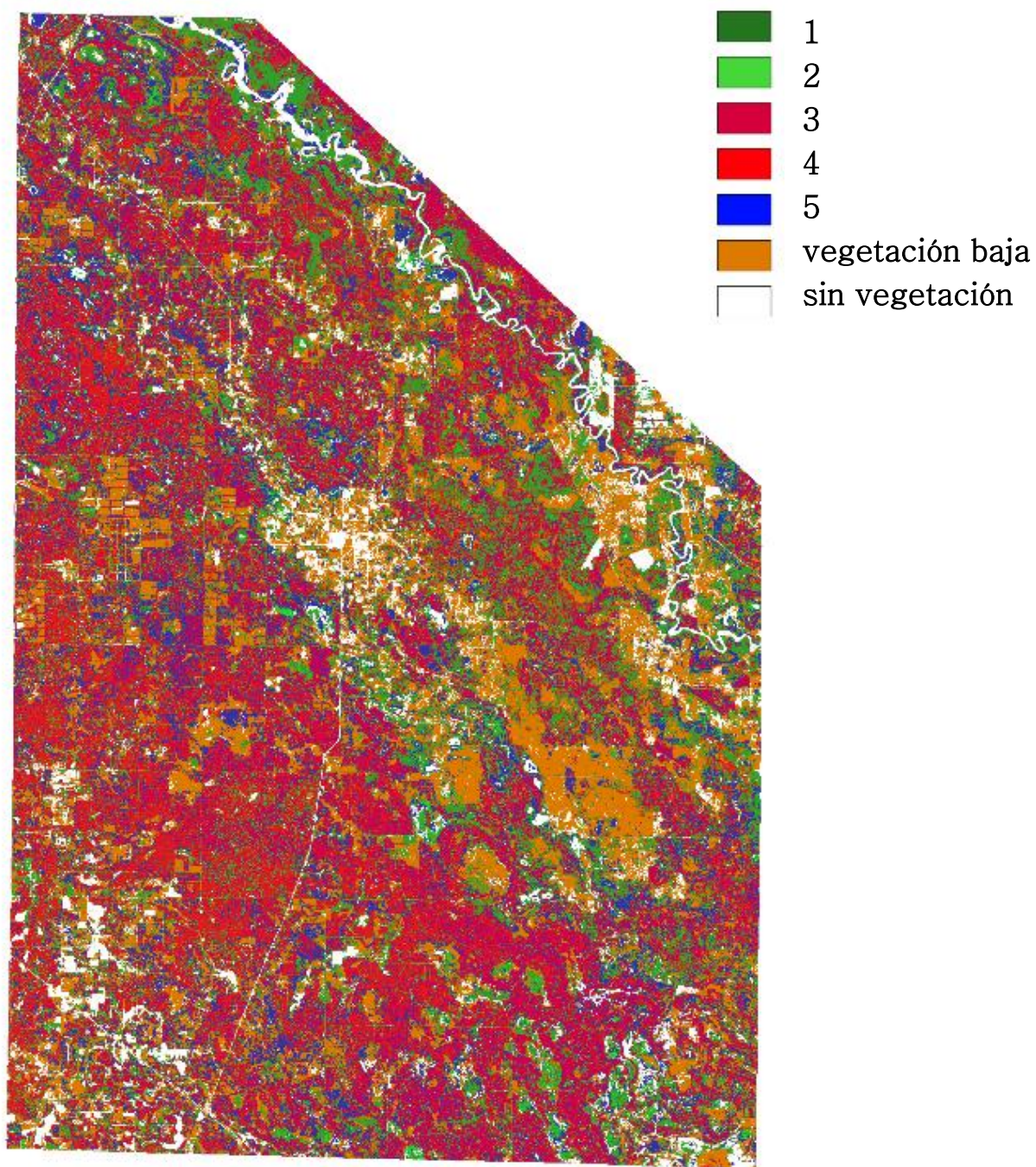
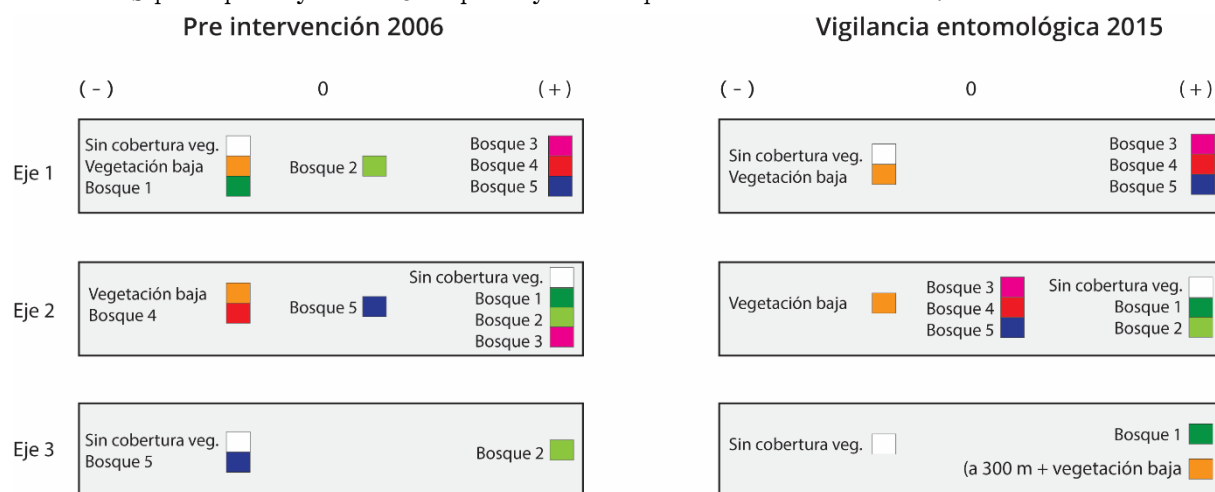


Figura 7.6 Continuación

### 7.3.2 Caracterización ambiental del entorno de las viviendas

Los análisis de componentes principales basados en la frecuencia de cada clase de cobertura que circunda a las viviendas para cada radio (100 m, 300 m, 500 m) explicaron siempre más del 70% de la variabilidad en los primeros 3 ejes (Figura 7.7 y Anexo II). Algunos tipos de bosque tendieron a aparecer juntos en el espacio coordinado del análisis de componentes principales, indicando las asociaciones de especies que suelen aparecer juntas en el espacio. Es el caso de los bosques tipo 5 (con especies representantes de los quebrachales más secos) que frecuentemente se acompañaron por píxeles de bosque tipo 3, 4 y 5.

En todos los casos (pre-intervención o vigilancia entomológica, y 100, 300 o 500 m de radio) un primer eje distinguió entre las viviendas rodeadas por gran cantidad de bosque tipo 3, 4 y 5 (secos) y sin áreas sin cobertura, en contraposición con aquellas donde predominaron otras coberturas vegetales o bosque tipo 1 (húmedo) acompañados por áreas sin vegetación. Un segundo eje distinguió áreas que rodean viviendas con poco bosque tipo 1 y 2 y áreas sin vegetación, de aquellas donde predominan otras coberturas vegetales que abarcan todo el radio. El tercer eje separó las áreas que incluyen mucho bosque tipo 1 y 2 abarcando toda el área (sin áreas sin vegetación) de aquellas con mucha área sin vegetación y acompañada de bosque tipo 5 y también tipo 3 y 4 aunque en menor medida.



**Figura 7.7** Interpretación de los primeros 3 ejes del análisis de componentes principales para las áreas que circundan las viviendas del área de estudio durante las etapas previas a la intervención masiva del sistema (2007, izquierda) y de vigilancia entomológica (2008-2014, derecha). Se muestran las asociaciones con los ejes que se conservan a través de las 3 escalas espaciales de análisis: radios de 100, 300 y 500 m; excepto para la etapa de vigilancia entomológica, eje 3, donde se indica entre paréntesis una relación única y relevante con la vegetación baja. Cada cobertura del suelo se indica según el color en la clasificación de las imágenes satelitales (Figura 7.6).

### 7.3.3 El entorno ambiental de la vivienda y la infestación

La abundancia de triatominos en la etapa previa a la intervención del sistema sólo mostró algunas relaciones con el ambiente circundante a un radio de 100 m para *T. sordida* (Tabla 7.1): la abundancia total de *T. sordida* disminuyó a medida que la cobertura del bosque seco (tipo 3, 4 y 5) fue mayor. Esa abundancia aumentó a valores bajos del eje 1, lo que se asocia a zonas más fragmentadas y cubiertas por otros tipos de vegetación baja o de disturbio. A este radio de 100 m la abundancia de *T. sordida* también mostró una asociación positiva con el eje 3: la abundancia aumentó con valores del eje asociado a los bosques húmedos (tipo 2 y 1). Para *T. infestans* no se observa ninguna asociación a ningún radio, salvo una relación marginalmente significativa a 500 m de radio con el eje 1: la cobertura extensa de bosques secos (3, 4 y 5) aumentaría la abundancia de *T. infestans*.

**Tabla 7.1** Análisis de regresión lineal binomial negativa para la variable respuesta *abundancia* por unidad de esfuerzo de *Triatoma sordida* y *Triatoma infestans* durante la etapa previa a la intervención del sistema. Las variables respuesta describen el ambiente que circunda cada vivienda a 3 escalas diferentes: radios de 100, 300 y 500 m. Las variables representan el valor que tomó cada vivienda sobre cada uno de 3 ejes ortogonales para las coberturas del suelo clasificadas en una imagen satelital del mismo período (ver Figura 7.7 y Anexo II). Se informan los coeficientes de la regresión lineal en la métrica de la variable original (beta), su error estándar (ES) y su intervalo de confianza del 95%. Los valores que no incluyeron al 1 y por lo tanto, provocan cambios significativos en la variable dependiente, se señalan con asterisco.

	100 m			300 m			500 m		
Especie	beta	ES	IC 95%	beta	ES	IC 95%	beta	ES	IC 95%
<i>T. sordida</i>									
eje 1	0,66	1,20	0,46-0,95*	0,78	1,16	0,58-1,05	0,82	1,16	0,62-1,10
eje 2	0,87	1,21	0,60-1,26	1,02	1,24	0,67-1,75	0,92	1,24	0,60-1,40
eje 3	1,73	1,30	1,03-2,90*	0,64	1,29	0,39-1,05	1,05	1,30	0,62-1,76
<i>T. infestans</i>									
eje 1	1,09	1,11	0,89-1,34	1,16	1,09	0,97-1,38	1,19	1,09	1,01-1,41*
eje 2	1,16	1,13	0,92-1,47	1,10	1,14	0,84-1,43	0,98	1,14	0,77-1,27
eje 3	0,90	1,17	0,66-1,23	0,83	1,16	0,61-1,11	0,90	1,17	0,67-1,22

La frecuencia de reinfestación ocurrida para *T. sordida* durante el período completo de vigilancia entomológica mostró múltiples relaciones con el tipo de ambiente que circunda la vivienda (Tabla 7.2). A 100 m de radio en torno a cada vivienda se observó que la probabilidad de reinfestación fue mayor a valores altos del eje 2, lo que indica la presencia de bosques fragmentados húmedos (tipo 1 y 2). La probabilidad de reinfestación disminuyó al considerar valores elevados del eje 1 con gran cobertura de bosques secos (3, 4 y 5), y del eje 3, con cobertura continua de bosques húmedos tipo 1 (no fragmentados). A la escala más amplia de 300 m de radio algunas relaciones se invirtieron: la probabilidad de reinfestación se vio favorecida por bosques continuos secos (3, 4 y 5) (valores altos del eje 1) y por

vegetación baja o de disturbio (valores bajos del eje 2). Sin embargo, la relación de disminución de la probabilidad de reinfestación de acuerdo con la cobertura continua de bosques húmedos (tipo 1) (no fragmentados) (eje 3) fue igual a la observada en radios de 100 m. A la escala de 500 metros de radio se observó que la probabilidad de reinfestación para *T. sordida* aumentó a valores altos del eje 1 (igual que a 300 m de radio) y conservó la relación observada a radios de 100 y 300 m con el eje 3.

La frecuencia de reinfestación ocurrida para *T. infestans* durante el período de vigilancia entomológica (Tabla 7.2) mostró una asociación positiva a 100 m de radio con el eje 2, indicando el aumento de la probabilidad de reinfestación en viviendas rodeadas por bosques húmedos 1 y 2 fragmentados. A 300 m de radio sólo se encontró una asociación negativa con el eje 3, señalando que la cobertura continua del bosque tipo 1 no favorece la reinfestación de las viviendas. Al considerar 500 m de radio se observó que la probabilidad de reinfestación aumenta con la cobertura extensa y no fragmentada de los bosques secos (3, 4 y 5) (eje 1), y disminuye con la cobertura continua y no fragmentada del bosque húmedo (tipo 1) (eje 3), observado también a 300 m de radio.

**Tabla 7.2** Análisis de regresión logística para la variable respuesta *frecuencia de infestación* por *Triatoma sordida* y *Triatoma infestans* durante toda la vigilancia entomológica. Las variables explicativas describen el ambiente que circunda cada vivienda a 3 escalas diferentes: radios de 100, 300 y 500 m; representan el valor que tomó cada vivienda sobre cada uno de 3 ejes ortogonales para las coberturas del suelo clasificadas en una imagen satelital de un momento final del período (ver Figura 7.7 y Anexo II). Se informan los cocientes de probabilidad (OR), y su intervalo de confianza del 95%. Los valores que no incluyeron al 1 y por lo tanto, provocan cambios significativos en la variable dependiente, se señalan con asterisco.

	100 m		300 m		500 m	
Especie	OR	CI 95%	OR	CI 95%	OR	CI 95%
<i>T. sordida</i>						
eje 1	0,89	0,83-0,95*	1,09	1,03-1,15*	1,10	1,04-1,16*
eje 2	1,13	1,04-1,24*	0,86	0,78-0,95*	0,98	0,89-1,08
eje 3	0,88	0,80-0,97*	0,78	0,70-0,86*	0,75	0,68-0,83*
<i>T. infestans</i>						
eje 1	0,92	0,82-1,03	1,07	0,97-1,18	1,18	1,08-1,30*
eje 2	1,24	1,06-1,46*	0,96	0,82-1,13	0,99	0,84-1,16
eje 3	0,88	0,76-1,04	0,81	0,69-0,95*	0,81	0,68-0,95*

## 7.4 Discusión

El análisis elaborado en este capítulo representa un enfoque novedoso para abordar la problemática de la infestación y reinfestación por triatominos a la escala de la vivienda y su ambiente circundante. *T. infestans* no estuvo asociada a variables de cobertura de la tierra antes de la intervención del sistema, a diferencia de *T. sordida*, ambos patrones esperados de acuerdo con la primera hipótesis planteada en este capítulo. La frecuencia de reinfestación para ambas especies se relacionó

negativamente con la cobertura de bosques húmedos, y positivamente con áreas reducidas de bosque. La selección de las variables respuesta, explicativas y la escala a la cual se consideran son extremadamente relevantes para interpretar correctamente estudios que incorporen la dimensión ambiental a preguntas eco-epidemiológicas. Este aspecto será abordado en detalle más abajo.

#### 7.4.1 El ambiente como factor determinante de la infestación

*T. sordida* mostró un número relevante de asociaciones con las variables que describen el ambiente que rodea a las viviendas, mientras que *T. infestans* resultó prácticamente independiente en la etapa pre-intervención, y sólo mostró algunas relaciones para el período de vigilancia entomológica. Esto concuerda con lo esperado para cada especie, ya que no se conocen a la fecha colonias silvestres de *T. infestans* en el área de estudio (aunque sí hay en otras zonas del Chaco argentino, Ceballos et al. 2009), y el origen de las colonias de esta especie estudiado por morfometría geométrica y microsátélites indican la colonización desde otras viviendas más o menos cercanas (Gaspe et al. 2013, Piccinali et al. en prensa). El proceso más parsimonioso de colonización por *T. infestans* debería basarse en el movimiento de triatominos entre viviendas, tanto por transporte activo (mediante insectos adultos que vuelan o ninfas que caminan) como por transporte pasivo de insectos en bolsos o cajas que se llevan de una a otra vivienda. Para *T. sordida*, en cambio, se han hallado ninfas en trampas adhesivas con cebo vivo (Noireau) en hábitats silvestres del área de estudio (Alvarado-Otegui et al. 2012) que podrían actuar como fuentes de insectos infestantes y reinfestantes.

La probabilidad de reinfestación a lo largo del período de vigilancia pudo explicarse en algunos casos bajo las mismas relaciones para ambas especies de triatominos: fue mayor para las viviendas con cobertura extensa de bosques secos entre los 300 y 500 m de radio, y también para las viviendas con poca cobertura de bosque a 100 m de radio. La relación que se conservó a través de todas las escalas de análisis ensayadas y para ambas especies (excepto para *T. infestans* a 100 m de radio) fue la de una probabilidad de reinfestación mayor para viviendas rodeadas por áreas sin cobertura, es decir, con escasa vegetación alrededor, y menor reinfestación para viviendas rodeadas por bosque húmedo. La ampliación de las áreas sin vegetación alrededor de las viviendas fue el mayor cambio observado entre las imágenes de 2006 y 2015. No parece casualidad que esta sea una de las variables involucradas en explicar la asociación más importante para la reinfestación de las dos especies. Además de la interpretación evidente basada en la pérdida de hábitats silvestres, esta medida podría resumir también un paisaje particular con muchas áreas de “peladal” que circunda y conecta las viviendas entre sí, y con fauna característica de este tipo de área (e.g. roedores) (Ramsey 2003, 2005).

Otras relaciones halladas resultaron dependientes de la escala de análisis, y desaparecieron o se invirtieron al modificarla. Es el caso de *T. sordida* para la relación con el eje 1, a radios de 300 a 500 m la probabilidad de reinfestación aumentó en las viviendas rodeadas por bosque seco, pero esa relación se invierte si consideramos el radio más pequeño de 100 m. Lo mismo ocurre con el eje 2: la probabilidad de reinfestación aumenta al considerar viviendas rodeadas principalmente por áreas sin cobertura, pero sólo si consideramos 100 m de radio; la relación se invierte al considerar 300 m y desaparece a los 500 m de radio. Los radios de 100 m incluyeron en promedio unos 25 píxeles de cada imagen satelital. Es probable que los radios de 100 m se vean fuertemente afectados por las áreas sin cobertura vegetal, expandidas en 2015 respecto a 2006, en particular en las inmediaciones de las viviendas.

Los resultados obtenidos permitirán desarrollar mapas de riesgo que incorporen la vegetación y dirijan los esfuerzos de control a las zonas con bosques más secos. Por otro lado, que el aumento de áreas sin vegetación se haya asociado a un mayor riesgo de reinfestación, tanto para especies silvestres como domésticas, también permitiría establecer una alarma temprana sobre las zonas que sufren la eliminación de la cobertura vegetal en cercanía de las viviendas.

#### 7.4.2 Fortalezas y limitaciones de los estudios ambientales aplicados a la ecología de insectos vectores

La incorporación de elementos ambientales a la ecología de insectos vectores ha sido ampliamente abordada, aunque basada en variables elaboradas a escalas espaciales y temporales diferentes a las utilizadas aquí. Un gran número de trabajos científicos ha utilizado la base de datos WorldClim con sus 18 variables bioclimáticas derivadas de la temperatura y de la precipitación, las que resumen información de los últimos 50 años en píxeles de 1 km de lado (Gurgel-Goncalvez & Cuba 2009, Echeverría et al. 2017). Otros trabajos se han basado en información obtenida a través de sensores remotos ubicados en satélites meteorológicos, como el espectrorradiómetro de imágenes de resolución media MODIS a bordo de los satélites Terra y Aqua de NASA. Las bandas 20 a 36 de este sensor permiten elaborar información sobre la temperatura y humedad de la superficie terrestre con un grano de 1 km de lado de píxel para el momento de la pasada del satélite. También ha sido ampliamente utilizada la información generada por el sensor AVHRR a bordo del satélite NOAA de observación oceánica y atmosférica. La información sobre temperatura, presión de vapor de agua y elevación que brinda se obtiene con un grano de al menos 1.1 km de lado en la actualidad, para el momento de la pasada del satélite. Debido a que la información obtenida a través de estos satélites es puntual en el tiempo, se utilizan análisis de series temporales largas para que la información

sea representativa del lugar a analizar (Gorla et al. 2002, Carbajal de la Fuente et al. 2009). Al utilizar información histórica, se combina la información de los instrumentos actuales con los que funcionaron antes y que solían poseer una resolución espacial menor. Así, la mayor parte de los estudios que utilizan información histórica del sensor AVHRR utilizan un grano efectivo de 8 km de lado.

La información derivada de instrumentos a bordo de satélites de observación de la Tierra de alta resolución, como las series Landsat y SPOT (Koch et al. 2007, Vazquez-Prokopec et al. 2012), poseen bandas de detección de la radiación electromagnética que discriminan las zonas del espectro óptico del rojo y del infrarrojo cercano, y permiten la elaboración de índices de vegetación como el NDVI (índice verde normalizado). Estos índices se han utilizado históricamente para distinguir en forma remota las áreas de la superficie terrestre que corresponden a vegetación de las que no (Hay 2000). Si bien el NDVI puede ser útil para distinguir a grandes rasgos las áreas con vegetación de las que no la poseen, sus valores son modificados por el estado fotosintético de la vegetación y la cantidad de agua que contiene, y su interpretación puede resultar extremadamente variable entre medidas sucesivas en el tiempo de acuerdo a las condiciones meteorológicas del área de estudio al momento de la pasada del satélite.

Los procesos demográficos de las poblaciones de triatominos analizadas aquí ocurren a una escala definida por la existencia de colonias que habitan en una red de posibles sitios puntuales en el espacio, con capacidad para alejarse del sitio de origen y alcanzar otro sitio de la red, favorecido o impedido por el tipo de ambiente que lo rodea. Tanto la capacidad de movimiento de cada especie de triatomo como la extensión que suele tener cada tipo de cobertura del suelo definen la escala espacial a la que pueden ocurrir los procesos demográficos de estas poblaciones de triatominos. Para *T. sordida* se ha definido que es capaz de mantener el vuelo al menos 100 m (Schofield et al. 1991), con un individuo que voló 240 m (en línea recta) en ensayos experimentales sobre *T. sordida* provenientes de Brasil (Forattini et al. 1973). Durante esos ensayos también fue probada la movilidad de ninfas que aparecieron como visitantes en gallineros experimentales, y que distancias de entre 200 a 700 m sin árboles (ni vivos ni secos) protegieron de la llegada de triatominos (Forattini 1979). Por su parte, ensayos realizados con *T. infestans* mostraron su capacidad de volar al menos 550 m en salinas (Schofield 1992), y en ambientes de altitud variable a favor de la pendiente del terreno se ha alejado 1,5 – 2 km del sitio de origen (Schweigmann et al. 1988). Las ninfas de *T. infestans* también han mostrado capacidad para alejarse del sitio de origen, caminando al menos 30–42 m en Amamá, Santiago del Estero (Vazquez-Prokopec et al. 2004), así como hembras adultas con huevos en Los Llanos, La Rioja (Abraham et al. 2011). Así, los procesos



de movimiento que determinan el primer paso para el establecimiento de una colonia de triatominos estarían contenidos entre los 50 y los 1000 m.

Al tratarse el área de estudio de una zona rural donde la principal actividad productiva es la economía de subsistencia, sin agricultura extensiva y con ganadería extensiva pero que pastorea principalmente en los bosques, las coberturas del suelo son variables en extensión y principalmente son pequeñas. Los bosques de la zona han sufrido un proceso de extracción y reemplazo que ha conducido a un estado de menor cobertura y aumento del contacto (el borde) entre el bosque y las demás coberturas. La fragmentación aún no se presenta en esta área como parches aislados de bosque, sino con cobertura de bosque profundamente imbricada con las demás coberturas del suelo. Esta particularidad hace que el análisis ambiental a una escala de poco detalle espacial (píxeles de 1 km de lado) sea inadecuado, ya que todos los píxeles que compongan el área de estudio contendrán información ambiental mixta correspondiente a más de una cobertura del suelo. Un análisis ambiental basado en píxeles mixtos de los cuales no se conoce la proporción de la información que corresponde a cada cobertura puede conducir a relaciones espurias, que no corresponden a asociaciones ni explicaciones adecuadas del sistema estudiado (Kitron et al. 2006). Este sistema requiere una interpretación ambiental a la escala que ocurren las coberturas del suelo que interceptan el proceso de movimiento de los triatominos, la que no puede exceder la unidad de análisis espacial de 50 m de lado.

Por último, es necesario considerar la variable respuesta que será analizada y si efectivamente responde a la pregunta que se quiere abordar. Muchos trabajos han utilizado los patrones espaciales de ocupación (como variable binaria o como conteos de abundancia por unidad de esfuerzo), puntuales en el tiempo, que ocurren durante la vigilancia entomológica, para investigar la relación entre la presencia o abundancia de triatominos y las variables ambientales del área asociada. Sin embargo, las abundancias puntuales halladas durante vigilancia entomológica son en general bajas por efecto del insecticida y del tiempo necesario para que se desarrolle una nueva generación de triatominos en el caso de individuos o huevos residuales. La probabilidad de que esto ocurra ha sido adecuadamente explicada por cuestiones intrínsecas del sitio en cuestión, como son la pérdida del efecto del rociado por exposición al sol o a la lluvia, y el tipo de material de construcción del sitio (Gürtler et al. 2004), lo que hace que no sea esperable a priori que la ocurrencia puntual e inmediata de triatominos en sitios bajo vigilancia entomológica periódica (monitoreo y rociado) responda a variables ambientales. Si respondiera a variables ambientales, para poder detectar efectivamente ese fenómeno debería disponerse de un número grande de casos que permita hallar una relación significativa en una regresión logística, en el caso de modelar la variable presencia/ausencia de triatominos en



cada sitio, y un rango suficientemente amplio de esta cantidad que se pueda describir adecuadamente bajo una distribución de Poisson o binomial negativa, en el caso de modelar la variable de abundancia de triatominos por unidad de esfuerzo.

Ambos enfoques tienen el mismo inconveniente: durante la vigilancia entomológica la infestación y los números de triatominos disminuyen, lo que torna poco posible detectar una posible relación con variables ambientales aún cuando esa relación efectivamente exista. En Los Llanos de La Rioja, Porcasi y colaboradores (2006) encontraron una relación de explicación entre las viviendas infestadas antes (2003) y después (2005) de la intervención inicial y masiva del sistema, con variables ambientales de temperatura de superficie y NDVI. La infestación detectada inmediatamente después de la intervención fue lo suficientemente alta como para detectar una asociación con variables ambientales incluso a escalas espaciales amplias de 1,1 km de lado de píxel. Sin embargo, años después y durante un prolongado período de control y vigilancia entomológica en la misma área de estudio, Cavallo y colaboradores (2016) analizaron la presencia y abundancia de 7 especies de triatominos silvestres en relación a las 20 variables ambientales derivadas de temperatura y precipitación de la base de datos WorldClim, con un píxel de 1 km de lado y NDVI a partir de imágenes satelitales Landsat 8 OLI/TIRS. No hallaron ninguna relación que explicara el patrón espacial de ocupación o de abundancia de los triatominos, y adujeron que no existía variabilidad suficiente en sus variables explicativas ambientales para dar cuenta de las variaciones espaciales en la infestación. De acuerdo con los resultados de esta tesis, el rociado con insecticidas mantiene abundancias bajas de las colonias de triatominos, impidiendo que esta variable pueda ser modelada de acuerdo con las variaciones ambientales seleccionadas. En caso de abordar una pregunta sobre variables ambientales que se asocian al riesgo de reinfestación será necesario elaborar una variable respuesta que se independice del patrón de infestación puntual de cada intervención de control durante la vigilancia entomológica.

Las variables respuesta seleccionadas en este capítulo responden a las escalas espaciales y temporales que se asume tienen los procesos demográficos de los triatominos estudiados. La unidad espacial de análisis ambiental fue de 30 m de lado de píxel obtenido de los instrumentos TM y OLI a bordo de los satélites Landsat 5 y 8, respectivamente. Ese análisis ocurrió sobre la vegetación leñosa establecida que se identificó y georreferenció a campo, y responde a procesos de desarrollo de la vegetación asociada a los regímenes de temperatura, humedad y disturbio de la región en el largo plazo. Por último, se hipotetizó sobre la relación de presencia de triatominos y características del ambiente en dos momentos diferentes. Para el estado previo a la intervención del sistema con el rociado masivo de las viviendas, que puede entenderse como un estado de equilibrio de las poblaciones de triatominos

con el entorno (ver capítulo 5), se analizó la abundancia por unidad de esfuerzo. Para la etapa de la vigilancia entomológica, se trabajó con el período completo analizado y se elaboró una variable que resume el riesgo de reinfestación de cada vivienda. Los análisis distinguieron tres escalas de caracterización de las áreas circundantes a las viviendas de acuerdo con la movilidad potencial de cada especie de triatomo.

El análisis de componentes principales dentro de las áreas que caracterizan a cada vivienda mostró que ciertos tipos de bosque se hallaron siempre asociados, mientras que otras asociaciones se ubicaron siempre en ejes opuestos. Esto permitiría definir qué especies o grupos de especies asociadas representan cada bosque que define los ejes opuestos del análisis, lo que prospectivamente permite simplificar la tarea al dirigir el análisis de campo a esas especies, y permitiría abarcar áreas más extensas para próximos estudios que sigan esta metodología.

La principal limitación de este análisis son las clasificaciones de las coberturas del suelo que representa la base de todo el análisis. Estas clasificaciones son en sí mismas hipótesis de trabajo. Como tales, son y deben ser susceptibles de ser confrontadas empíricamente con las coberturas del suelo que sostiene efectivamente el área en el momento utilizado. Estas clasificaciones han sido elaboradas a partir de numerosos puntos de verdad de campo de los que se posee información exhaustiva para el caso de los bosques, pero es de menor calidad para las demás coberturas del suelo. Para asegurar la calidad de esos puntos fue que se utilizó una imagen de agosto de 2015 para la etapa de vigilancia entomológica, ya que coincidía con el momento en que los puntos de verdad de campo de esas coberturas fueron tomados en terreno. Sin embargo, tiene el problema adicional de no coincidir estacionalmente con la imagen de la etapa previa a la intervención del sistema en 2006. Esa imagen fue seleccionada por su baja cobertura de nubes y priorizando contar con una imagen previa a la intervención masiva del sistema, lo más cercana posible a ese momento. Si bien las imágenes clasificadas no han sido validadas a campo, representaron correctamente las zonas de bosque y las áreas sin cobertura que rodean las viviendas y componen los caminos. La clase que corresponde a la vegetación baja o de disturbio fue la que acumuló el mayor porcentaje de cobertura ya que incluyó una variedad de coberturas diferentes que podrían ser a su vez discriminadas. Al no poseer puntos de verdad de terreno para esas coberturas no fue posible distinguir clases dentro de esa categoría.

#### 7.4.3 Historia y alcances de los estudios ambientales y la ecología de triatominos

Las asociaciones significativas para ciertas coberturas del suelo con cada especie de triatominos están lejos de mostrar una relación simple entre el porcentaje de cobertura y el riesgo de infestación. Las primeras ideas al respecto pueden rastrearse en el trabajo fundacional de Forattini y colaboradores (1980) donde

planteó la idea de los refugios paleogeográficos de triatominos, y a raíz de una minuciosa y extensa investigación en prácticamente todas las especies y zonas de Brasil y una extensa revisión de los conocimientos a la fecha, planteó las hipótesis de origen geográfico de diferentes triatominos. Entre ellos *T. infestans*, en Bolivia, y *T. sordida*, en el Cerrado brasileño. La dispersión de los triatominos se debería a: un ambiente similar al de su origen, la existencia de colonias silvestres, y la acción antrópica mediante la destrucción y sustitución de la vegetación. Si los triatominos ocupan las áreas silvestres, los cambios en el uso de la tierra que alteran y disminuyen esas áreas podrían provocar una desmejora en el estado nutricional de los insectos, lo que induciría el vuelo y la potencial emigración hacia las viviendas y otros parches adecuados. Si bien esto ha sido propuesto por numerosos autores (Forattini 1980, WHO 2002, Noireau et al. 2005, Gonzalez-Britez et al. 2014) no existen evidencias de tal proceso. En cambio, Leite y colaboradores (2011) evaluaron los efectos de las modificaciones a escala de paisaje para 5 especies de triatominos silvestres en la mata atlántica, Brasil, y no encontraron que favoreciera la invasión de las viviendas para ninguna. Por otro lado, se han realizado estudios que sostienen el efecto del cambio ambiental a escala de paisaje sobre la dinámica espacial de los triatominos, e incluso su potencial movimiento a las áreas de vivienda de las personas, en donde se ha considerado como potencial mecanismo a las modificaciones producidas sobre las poblaciones de organismos hospedadores sinantrópicos, como roedores y comadrejas (Ceballos et al. 2006, Herrera et al. 2011, Grijalva et al. 2014).

Estas relaciones complejas entre diferentes métricas que pueden desprenderse de la variabilidad ambiental han quedado en evidencia por hallazgos que aparentan ser contradictorios: los ensayos experimentales llevados a cabo por Forattini y colaboradores (1973, 1979, 1983) demuestran una gran capacidad de movilidad de los triatominos en Brasil (en particular *T. sordida*), al mismo tiempo que sugieren que distancias grandes sin árboles secos serían protectoras de la infestación; Ramsey y colaboradores (2003, 2005) identifican como factores de riesgo para la infestación de viviendas por *T. pallidipennis* y *T. barberi* en un área metropolitana de Cuernavaca, México, a las áreas destinadas a parques o jardines mayores a 80 m<sup>2</sup> y la ubicación adyacente a lotes vacíos, sin viviendas, en el centro y no en la periferia de la ciudad; y proponen que la dinámica de reinfestación es compatible con la existencia de nidos de animales sinantrópicos, como roedores, que utilizan los lotes vacíos y se mueven por la periferia de las viviendas, y no con animales silvestres que habitan fuera de la ciudad. La vegetación circundante a las viviendas asociada a una probabilidad mayor de infestación por triatominos fue también propuesta para *T. pseudomaculata* en el Estado de Bahía, Brasil (Walter et al. 2005), y para *T. dimidiata* en la península de Yucatán, México, asociando viviendas

periféricas en el poblado con mayor cercanía a las áreas con vegetación (Dumonteil et al. 2013). El trabajo de Gottdenker y colaboradores (2011) en Panamá señala que el disturbio antrópico que generaría una mayor cantidad de remanentes de bosque, bosques secundarios, áreas para cultivo, y viviendas, se asociaría con abundancias altas de *R. pallens* en palmeras, aunque su estado nutricional sería pobre. La revisión de estos resultados parece indicar que efectivamente existen procesos de movimiento de triatomíneos que son modulados por características ambientales, pero estos procesos podrían ser diferentes de acuerdo con las características de cada una de las especies particulares y del sistema en el que ocurre, tanto desde una perspectiva ambiental (clases de coberturas del suelo que separan las viviendas), como puramente espacial (distancias entre viviendas). Debido a la ausencia de hipótesis explícitas sobre los mecanismos que subyacen a los procesos en cada caso analizado es imposible extraer patrones únicos de relación entre el ambiente y el riesgo de infestación o reinfestación. Queda en evidencia que el conocimiento respecto a esta pregunta es insuficiente, y es preciso plantear hipótesis específicas que puedan ser puestas a prueba.

## 8. Integración de resultados y alcances para la salud pública

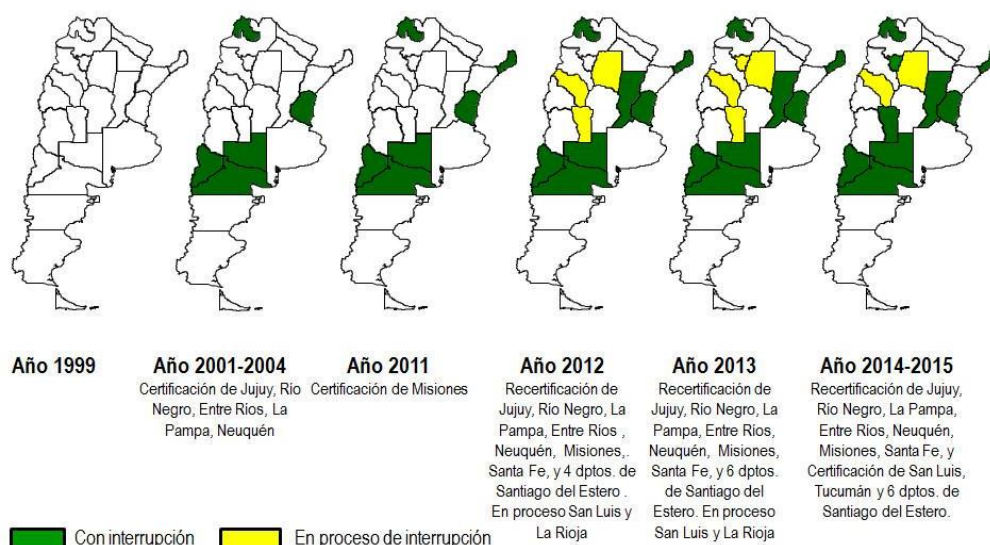
---

En esta tesis se abordaron preguntas ecológicas sobre vectores secundarios de la enfermedad de Chagas en el Chaco argentino, que habitan en simpatria con el principal vector domiciliado de la región, *T. infestans*. Los resultados son novedosos y arrojan luz sobre cuestiones relevantes al control vectorial de la Enfermedad de Chagas en el área de estudio: los ecotopos que pueden albergar a estas especies de triatomos y los que no, el efecto que les provocan los insecticidas de poder residual, el rol que cumplen los ecotopos no principales en su dinámica de persistencia temporal y espacial, las relaciones entre las especies a baja abundancia, y la relación entre el entorno ambiental de las viviendas y su riesgo de reinfestación. Los resultados obtenidos integrados, permiten pensar en la posibilidad de utilizar a los vectores secundarios de esta región como indicadores del riesgo de infestación por *T. infestans*. Esta idea es novedosa ya que el enfoque utilizado hasta ahora para el control vectorial en el Gran Chaco se ha centrado únicamente en los patrones de infestación y reinfestación de *T. infestans* y no ha tenido en cuenta a los vectores secundarios, salvo como potenciales amenazas en sus infrecuentes apariciones dentro de las habitaciones de las personas. La ocupación de sitios y viviendas observada para triatomos secundarios puede resolver tanto el problema de la correcta zonificación de riesgo de infestación a escala de sitios, viviendas, y parajes, como aportar una alternativa de bajo costo para guiar los esfuerzos para la detección temprana de individuos de *T. infestans*. Es de bajo costo porque los programas de control de vectores también buscan triatomos secundarios, los datos han sido y siguen siendo colectados (sin aparente aprovechamiento alguno), y para seguir colectándolos tampoco harían falta recursos adicionales. En este capítulo final analizaré los resultados obtenidos y la mencionada propuesta en el contexto de control de *T. infestans* en el Chaco argentino, que no ha alcanzado el éxito en forma sostenida.

### 8.1 Dificultades en el control de *T. infestans* en el Gran Chaco

A 26 años del comienzo de la INCOSUR, Uruguay, Chile, Brasil, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Belice han certificado la interrupción de la transmisión vectorial por *T. infestans* (Cono Sur) y *R. prolixus* (Centroamérica) en sus territorios, y comienzan a evaluar el riesgo de domiciliación de los triatomos secundarios y silvestres, y el grado de amenaza que representan para sus poblaciones rurales. Estas especies de triatomos que habitan en silvestría y pueden ocupar el peridomicilio de la vivienda, ¿podrían reemplazar a las poblaciones de *T. infestans* eliminadas? ¿Podrían adquirir relevancia epidemiológica colonizando la vivienda y transmitiendo *T. cruzi* a las personas?

Mientras tanto, Argentina sólo ha logrado certificar la interrupción del ciclo de transmisión vía *T. infestans* en 9 de las 19 provincias en las que existe este riesgo (Figura 1). Las provincias que pertenecen al menos en parte a la ecorregión del Chaco (Córdoba, La Rioja, Catamarca, Santiago del Estero, Chaco, Formosa, Salta, Corrientes y Tucumán) cuentan con viviendas que hoy tienen *T. infestans* y forman parte del ciclo de transmisión de *T. cruzi*. Los motivos por los que no se ha alcanzado el objetivo de eliminación de *T. infestans* en esta área serían múltiples: formas de construcción de las viviendas que las tornan intrínsecamente poco vulnerables al control del vector (Cecere et al 2003, Gurevitz et al 2011, Gaspe et al 2015), condiciones climáticas que favorecen tiempos de desarrollo huevo-adulto de hasta dos generaciones al año (los más breves observados en triatominos, 170 días en condiciones de laboratorio, 207 en condiciones de variabilidad natural, Carcavallo & Martinez 1972), una degradación ambiental que redujo ferozmente las áreas de bosque nativo en los últimos 50 años (85% de áreas de bosque perdidas, Zak et al. 2004), la aparición de resistencia a insecticidas (Picollo et al. 2005, Gurevitz et al 2013), la probabilidad de focos silvestres de *T. infestans* (Ceballos et al. 2009, 2011), y la historia de control vectorial intermitente por los servicios de salud en un contexto de pobreza crónica (Segura 2002). Las poblaciones de *T. infestans* que habitan las viviendas rurales en el Gran Chaco argentino se han reducido en forma generalizada en relación a 70 años atrás, pero no eliminado. Las preguntas de investigación abordadas aquí que fueron enfocadas sobre las especies de triatominos silvestres no deben ser confundidas con un estado de finalización ni éxito de las tareas de control sobre *T. infestans* en la región.



**Figura 1** Historia de la interrupción de la transmisión vectorial de *Trypanosoma cruzi* por provincia. Tomada de Ministerio de Salud de la Nación. Programa Nacional de Chagas.

Una de las principales amenazas para los programas de control de vectores del Cono Sur es el subregistro de *T. infestans* (Schofield et al. 2006). Este subregistro es habitual frente a poblaciones bajo vigilancia entomológica donde los focos de infestación comienzan a ser infrecuentes y cuentan con un número menor de individuos. El método más utilizado para la detección de triatominos en los programas de control es la búsqueda manual por unidad estandarizada de esfuerzo. Este método, como todos los índices de abundancia, es capaz de representar la abundancia de triatominos dentro de cierto rango de valores. Cuando la abundancia de triatominos es baja, el método tiene poca sensibilidad: es incapaz de detectar un foco de infestación que existe (Abad-Franch et al. 2014). Es decir, confunde la no detección (ausencia de presencia) de *T. infestans* con su ausencia real (Abad-Franch et al. 2013). Las políticas de salud pública, ya de por sí intermitentes, podrían verse desactivadas frente a este tipo de resultados que no considera que las poblaciones de *T. infestans* no han desaparecido, sino que se mantienen en un valor por debajo del umbral de detección de los métodos utilizados (probablemente por debajo del umbral de infestación para el que se espera transmisión de *T. cruzi*, (Aiga et al. 2012) y tienen capacidad para recuperarse. Frente a esta problemática se han desarrollado múltiples estrategias de detección más sensibles con diferente éxito: papel adherido a las paredes para detectar heces nuevas, cajas sensores dentro del domicilio, trampas adhesivas con sustancias químicas atractivas, y estructuras de refugio artificial (Schofield 1978, Gürtler et al. 1999, 2001, Cuba Cuba et al. 2003, Rojas de Arias et al. 2012). Además, se ha valorado la capacidad de detección temprana de los pobladores (Dumonteil et al. 2009, Abad-Franch et al. 2011), y se han elaborado modelos matemáticos que permiten estimar el error en la detección según las clases de ecotopos (Abad-Franch et al. 2014). Las medidas tendientes a la vigilancia entomológica en las viviendas son difíciles de mantener en el tiempo cuando en las viviendas los triatominos dejan de detectarse por períodos prolongados. Sin duda agrega confusión el hecho de que en muchas viviendas sólo se encuentren triatominos secundarios en el peridomicilio, para los cuales los programas de control de vectores no realizan ninguna acción.

## 8.2 Los triatominos secundarios como indicadores del riesgo de infestación por *T. infestans*

Los triatominos secundarios de la enfermedad de Chagas han sido estudiados en sus aspectos epidemiológicos: si efectivamente pueden participar del ciclo de transmisión de *T. cruzi*; biogeográficos: origen de su distribución, vías de dispersión, rangos de temperatura y humedad; y ecológicos: qué ecotopos ocupan en el peridomicilio y en silvestría, cómo se caracterizan. Como consecuencia lógica, las especies que son frecuentes en ecotopos diferentes presentarían un patrón espacial

de segregación, como fuera registrado para *T. garciabesi* y *T. guasayana* en Amamá durante el corto periodo 1994–1996 (Canale et al. 2000). Sin embargo, pocas veces los ecotopos con los que se asocia a cada especie representan una restricción real de la ocupación, posiblemente explicada por otras características como podrían ser los materiales y técnicas de construcción, las características microambientales, o las especies de hospedadores disponibles que permite cada ecotopo. *T. sordida* y *T. garciabesi* habitaron principalmente ecotopos peridomésticos con gallinas. Sin embargo, estas especies también fueron capaces de colonizar otros ecotopos, y en todos los casos la mayor parte de los sitios de esos ecotopos no estuvo infestada. Esto señala que la categoría de ecotopo *per se* no es un buen criterio para definir *a priori* el riesgo de infestación a la escala de sitio. Además, a esta escala tanto *T. sordida* como *T. garciabesi* tendieron cada una a estar presentes con *T. infestans* mucho más frecuentemente que lo esperado por azar: los ecotopos habituales o principales de estas especies difieren entre sí. Lejos de manifestarse interacciones interespecíficas negativas, la presencia de una especie secundaria de las aquí consideradas podría señalar la presencia probable de la especie doméstica independientemente del ecotopo. Esta asociación positiva se mantuvo a la escala de vivienda, lo que señala que aún cuando ocurra la segregación de especies por ecotopo, existirían factores que actúan al nivel de la vivienda que permiten la asociación positiva.

Si comprendiéramos por qué ciertos sitios particulares son capaces de sostener a una colonia de *T. infestans*, podríamos predecir el riesgo de infestación y guiar los esfuerzos de control a esos sitios en particular. Luego de explorar todas las características posibles de cada uno de los sitios de cada vivienda (el ecotopo al que pertenece, la cantidad y tipo de hospedadores que ofrece, las variables ambientales asociadas; y en otros trabajos también sus materiales de construcción, y un sinnúmero de variables microclimáticas y ambientales: Cecere et al. 2004, Ramsey et al. 2005, Vazquez-Prokopec et al. 2002, Lorenzo et al. 2000, Gorla et al. 2002), aún no es posible responder esa pregunta. Sin embargo, desde un enfoque completamente instrumentalista, la presencia de colonias de triatominos secundarios en el peridomicilio estaría señalando cuáles son efectivamente los sitios que pueden sostener colonias de *T. infestans*. Los patrones de infestación de las especies secundarias analizadas aquí muestran información sobre el patrón de infestación que puede alcanzar a tener *T. infestans*.

### 8.3 Triatominos secundarios: entre la indiferencia y la preocupación

Los programas de control de vectores de nuestro país visitan las viviendas de las provincias con transmisión vectorial del *T. cruzi* en busca de *T. infestans* y otro triatominos. Frente al hallazgo de *T. infestans*, el protocolo en uso indica que



la vivienda debe ser rociada con insecticidas piretroides. Frente al hallazgo de un triatomo secundario, la vivienda sólo será rociada si el hallazgo ocurrió dentro de las habitaciones de las personas. Las colonias de triatomos secundarios que abundan en el peridomicilio son registradas, pero no ameritan la intervención. Esta decisión tiene al menos dos aspectos: por un lado, los triatomos nativos tienen colonias silvestres en todo su rango de distribución, las que permanentemente pueden aportar individuos colonizadores. Por lo tanto, la intervención carecería de sentido: no se alcanzaría el objetivo de eliminarlas en forma sostenida a pesar de invertir muchos recursos y de exponer a los triatomos a frecuentes dosis de insecticida, favoreciendo innecesariamente la potencial aparición de resistencia a piretroides. Por otro lado, la infestación del peridomicilio por triatomos secundarios se percibe como de bajo riesgo epidemiológico, tanto por los programas de control de vectores como también por los habitantes de las viviendas, y porque la frecuencia de infección con *T. cruzi* es nula o mucho menor que en *T. infestans*. Esta percepción contrasta fuertemente con el grado de preocupación que se manifiesta en la literatura científica. Allí los triatomos secundarios han sido señalados como potenciales amenazas a los sistemas de vigilancia y control por su potencial capacidad de domiciliación (Schofield y Dias 1999), y se ha afirmado que el siguiente paso del control debe ser manejar el peridomicilio de la vivienda rural para mantenerlo libre de triatomos, y evitar la colonización de las viviendas (Guhl et al. 2009).

Lejos de poder resolver esta disyuntiva en términos generales (que abarquen un área mayor a la de una región específica), vale la pena evaluar el riesgo epidemiológico que representan los triatomos secundarios analizados aquí. Los resultados de esta tesis permiten afirmar que ninguno de los triatomos secundarios estudiados representa hoy una amenaza a la salud pública en las áreas estudiadas. Esto es debido a una serie de factores:

- Tanto *T. garciabesi* como *T. sordida* resultaron susceptibles a los rociados dirigidos a *T. infestans* tal como los realizan los programas de salud pública. Este resultado es notorio si consideramos que los focos de infestación de estas especies primaron en el peridomicilio y en particular en ecotopos sin estructuras de pared ni techo, por lo que el insecticida fue efectivo incluso cuando fue aplicado sobre estructuras peridomésticas con tendencia a la degradación de los compuestos y pérdida del efecto residual. Igual que como ocurre con *T. infestans*, los rociados fueron capaces de disminuir la abundancia de las poblaciones de triatomos secundarios pero no de suprimirlas del peridomicilio de la vivienda rural.

- Ni *T. sordida* ni *T. garciabesi* han demostrado ser capaces de colonizar las habitaciones de las personas. Los hallazgos, en el caso de *T. sordida*, sólo han indicado adultos o colonias domiciliarias que no persisten a lo largo del tiempo. Esto

indicaría que estas especies no están hoy en condiciones de establecerse en las habitaciones de las personas. Si bien un proceso de domesticación en curso no puede excluirse, no hay evidencias que esté ocurriendo en estas poblaciones del Chaco argentino.

– La falta de asociación espacial de la infestación para *T. sordida* en la etapa previa a la intervención, y la diferencia entre la infestación observada y la potencial según las simulaciones metapoblacionales, señalan que existe al menos uno de varios factores que son capaces de reducir la ocupación de esta especie. Esto se traduciría en el patrón observado: una reducida probabilidad neta de arribo y colonización de sitios a distancias largas. La dinámica metapoblacional ensayada pone de manifiesto también el posible rol de los hábitats secundarios como sitios intermedios a donde arribar en un proceso de movimiento, y la relevancia de las distancias largas entre sitios como protectoras de la infestación local (aislamiento por distancia).

#### 8.4 *T. sordida* en el Cono Sur Americano

La discusión respecto a la posible especiación críptica de *T. sordida* en Bolivia y de taxones cromosómicos diferenciales según las regiones de origen en el Chaco paraguayo fue abordada en la introducción al capítulo 4. Sin embargo, vale la pena aquí retomar algunos aspectos de esa discusión a la que puede aportar esta tesis con sus resultados.

Forattini y colaboradores (1983) describieron a *T. sordida* en Brasil como una especie con “franca capacidad colonizadora”, probablemente debido a que posee lo que llamó “pre-adaptación” a alteraciones del ambiente: una alimentación ecléctica, que permite alimentarse de muchos organismos diferentes; era pre-existente en la zona del Cerrado, donde habría habido un refugio paleogeográfico durante la última glaciación, que habría actuado como centro de dispersión una vez la temperatura comenzó a subir, y dispondría hoy de numerosos focos silvestres; por último, la dispersión mediante vuelo y caminando, aumentada por la acción antrópica que elimina la cobertura del bosque donde habita y da inicio a un proceso de domiciliación activa. Numerosos estudios sobre *T. sordida* en diferentes zonas de Brasil concluyen que sería más rápida para invadir las viviendas que *T. infestans*, y que las nuevas colonizaciones ocurren frecuentemente (Forattini et al. 1983). Uno de los experimentos en particular (Forattini et al. 1975) consistió en un sistema de gallineros experimentales y una serie de refugios artificiales a 30 m de radio de distancia. Las colonias marcadas de *T. sordida* con todos sus estadios representados se colocaron en los gallineros experimentales, y se revisaron a lo largo de un año. Los adultos emigraron en poco tiempo: sólo el 4% de los iniciales quedaban a los 4 meses de iniciado el experimento. En el mismo plazo, se hallaron huevos de *T. sordida* en los refugios artificiales sin hospedadores, sin presencia de triatominos

adultos. La capacidad de movimiento en plazos cortos de tiempo, incluso de las hembras con huevos, y la poca permanencia de los adultos en la colonia parecen describir a una especie que en nada se parece a *T. sordida* que venimos analizando en este trabajo.

Por otro lado, la ocupación de ecotopos observada en este trabajo durante la vigilancia entomológica abarcó los ecotopos con gallinas, pero también los corrales de cabras y ovejas, de cerdos y los depósitos de alimento. Esta ocupación resulta coincidente con ensayos de alimentación realizados por Crocco & Catalá (1997) en ejemplares de *T. sordida* criados en el laboratorio de referencia de vectores en Córdoba (probablemente colectados originalmente en toda la Argentina) donde evidenciaron la falta de preferencia entre mamíferos y aves. *T. sordida* Argentina parece generalista en su alimentación. Sin embargo, minuciosos ensayos de preferencia realizados por Rocha e Silva (1977) mostraron una marcada preferencia por aves cuando la selección fue entre gallinas y sangre humana. Estos resultados contrastantes no pueden comprenderse sin considerar que los ejemplares evaluados por Rocha e Silva pertenecían a la región de San Pablo, donde la asociación de *T. sordida* con ecotopos asociados a aves es también mucho más marcada.

La invasión de domicilios por *T. sordida* se ha verificado en Brasil (da Rocha e Silva et al. 1977, García-Zapata y Marsden 1992, Gurgel-Gonçalves et al. 2010, Maeda et al. 2012), en el Chaco boliviano (Noireau et al. 1999) y en el este del Chaco paraguayo (Gonzalez-Britez et al. 2014, Sánchez et al. 2016), acompañada por la ocupación de sitios tradicionalmente ocupados por *T. infestans* (Forattini et al. 1983, Diotaiuti et al. 1994, 1997). Sin embargo, la infestación en Argentina parece restringida al peridomicilio tanto en el Chaco húmedo central (resultados de esta tesis) como en el oriental (Bar et al. 2002). En este caso la liberación de sitios ocupados por *T. infestans* tampoco condujo a una expansión de la ocupación, evidenciado por la proporción de sitios de ecotopos secundarios con *T. sordida* durante la etapa de vigilancia entomológica, patrón que no se modificó respecto al observado en la etapa previa a la intervención. Lo mismo ocurrió con la ocupación de las viviendas de las personas.

### 8.5 Distribución regional y relación con variables ambientales

*T. sordida* se asoció con variables ambientales que describen el entorno inmediato de las viviendas. Esta relación existió tanto en la etapa previa a la intervención masiva del sistema como durante la vigilancia entomológica. Durante esta etapa (caracterizada por abundancias menores de triatominos), los factores involucrados en la asociación de *T. sordida* con variables ambientales fueron los mismos que estuvieron asociados a *T. infestans*: la frecuencia de reinfestación se asoció positivamente con la pérdida de la cobertura de bosque alrededor de la

vivienda, y con la presencia de bosque con especies representantes de condiciones más húmedas, con la misma magnitud para ambas especies. Compatible con estos hallazgos, el patrón espacial de la ocupación previa a la intervención del sistema mostró agregación a partir de radios de 5 km, lo que es compatible con fenómenos que actúan a escala regional, como la temperatura y la humedad, ya señalados como determinantes de la distribución geográfica de otros triatominos (Carcavallo 2009). En lo que concierne a los resultados de este trabajo,

La incorporación de una interpretación ambiental para poder predecir las áreas que podrían sufrir un aumento del riesgo de transmisión de un patógeno ha sido propuesta históricamente (Timischl 1984), también para los triatominos vectores de la enfermedad de Chagas (Forattini et al. 1980). En las últimas décadas se ha recabado mucha evidencia respecto a los patrones y mecanismos propios de cada sistema, principalmente vinculados con la capacidad de los triatominos de vivir en áreas más abiertas que los bosques donde se habrían originado (Walsh et al. 1993), lo que se traduce en relaciones claras con la temperatura y la humedad, a través del estudio de los patrones de distribución (Gorla 2002) y de los posibles mecanismos asociados (de la Vega y Schilman 2017). Los experimentos naturales que ocurren cuando se modifican los usos de la tierra en el entorno de las viviendas han permitido establecer algunas relaciones muy claras para algunas especies de triatominos (Diotaiuti et al. 1994, Diotaiuti 1997, Vazquez-Prokopec et al. 2008, Gottdenker et al. 2011, Cordovez y Guhl 2014, Grijalva et al. 2014), aunque no pueden ser generalizados a otras especies. La asociación de *T. sordida* con viviendas donde se pierde bosque en sus inmediaciones podría ser explotada para predecir el riesgo de infestación y tomar medidas adecuadas.

La asociación con las variables ambientales también es relevante porque señala la íntima relación entre las colonias peridomésticas y las condiciones ofrecidas por el ambiente silvestre que aseguran la existencia de colonias silvestres. Esto asegura la llegada frecuente de individuos colonizadores a las viviendas del área, y una señalización permanente de aquellos sitios y viviendas susceptibles de infestación por triatominos. Esta es una ventaja adicional respecto a la determinación del riesgo de infestación en base exclusiva a la presencia de *T. infestans*.

#### 8.6 Limitaciones, alcances y reflexiones finales

Esta tesis se basó en el análisis de los patrones de infestación observados durante períodos prolongados de tiempo. Las series largas de tiempo representan datos sumamente costosos y únicos, y presentan ciertas limitaciones. En primer lugar, describieron sistemas intervenidos bajo esquemas diversos, en los cuales no siempre fue posible participar del diseño ni realización de las acciones, muchas de las cuales fueron en sí mismas variables del sistema estudiado (e.g., tiempo de

retraso entre la detección de una infestación y el rociado de la vivienda cuando los rociados se transfirieron a la comunidad en Amamá). Por último, dada la naturaleza del estudio relevante para la salud humana, no hubo viviendas control negativo para las intervenciones con insecticida. Eso limita las relaciones causales que pueden establecerse debido a la existencia de múltiples factores que variaron simultáneamente con las intervenciones sobre los sistemas. No es posible discriminar los efectos precisos de cada uno ni asignar todos los efectos a una única manipulación del sistema: los rociados con insecticidas. Los resultados han sido considerados siempre a la luz de los conocimientos actuales en cada ámbito particular, y se han discutido las limitaciones pertinentes.

Estos análisis fueron posibles debido al trabajo en cooperación a largo plazo llevado adelante en dos áreas bien definidas del Chaco argentino donde se desarrollaron diferentes programas de investigación, control y vigilancia entomológica que monitorearon minuciosamente la aparición de triatominos, y las múltiples características asociadas a su presencia en cuanto a la ecología de los múltiples insectos vectores, la biología de los animales hospedadores involucrados en el ciclo silvestre y en el ciclo doméstico, la genética de los parásitos presentes en ambos ciclos de transmisión, la epidemiología de la infección con *T. cruzi* en los habitantes de cada área y su tratamiento etiológico en coordinación con los servicios locales de salud. Estos programas fueron impulsados y sostenidos con mucho esfuerzo por una articulación estrecha entre laboratorios de investigación y docencia de la universidad pública con los programas de control de vectores y de asistencia y promoción de la salud, los gobiernos provinciales y municipales. Sin embargo, se trata de lugares puntuales de la ecorregión chaqueña, y no representan el estado de control vectorial general.

El uso de los patrones de infestación por triatominos vectores secundarios que habitan el peridomicilio de la vivienda rural en la región chaqueña como indicador del riesgo potencial de infestación por *T. infestans* es una propuesta que requiere desarrollo, ensayos e investigación dirigida específicamente a poner a prueba su validez y utilidad en terreno. De lograr desarrollarse, permitiría a los programas de control dar uso a información que han recabado históricamente sin una utilidad precisa; y, sin ningún tipo de costo, poner en valor las capacidades de su personal, entrenado en el reconocimiento de los triatominos secundarios de cada región de nuestro país. Estos resultados nacen de una investigación básica sobre ecología de triatominos, y señalan una dirección clara para el desarrollo de una aplicación que podría colaborar con las estrategias de control vectorial en nuestro país y países vecinos con situaciones eco-epidemiológicas similares.

## Referencias

---

- Abad-Franch, F., L. Diotaiuti, R. Gurgel-Gonçalves, y R. E. Gürtler. 2013. Certifying the interruption of Chagas disease transmission by native vectors: cui bono? Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 108: 251-4.
- Abad-Franch, F., G. Ferraz, C. Campos, F. S. Palomeque, M. J. Grijalva, H. M. Aguilar, y M. A Miles. 2010.a Modeling disease vector occurrence when detection is imperfect: infestation of Amazonian palm trees by triatomine bugs at three spatial scales. PLoS Negl. Trop. Dis. 4: e620.
- Abad-Franch, F., W. S. Santos, y C. J. Schofield. 2010.b Research needs for Chagas disease prevention. Acta Trop. 115: 44-54.
- Abad-Franch, F., C. Valenca-Barbosa, O. Sarquis, y M. M. Lima. 2014. All that glisters is not gold: Sampling-process uncertainty in disease-vector surveys with false-negative and false-positive detections. PLoS Negl. Trop. Dis. 8: e3187.
- Abad-Franch, F., M. C. Vega, M. S. Rolón, W. S. Santos, y A. Rojas de Arias. 2011. Community participation in Chagas Disease vector surveillance: Systematic review. PLoS Negl. Trop. Dis. 5: e1207.
- Abrahan, L. B., D. E. Gorla, y S. S. Catalá. 2011. Dispersal of *Triatoma infestans* and other triatominae species in the arid Chaco of Argentina – Flying, walking or passive carriage? The importance of walking females. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 106: 232-239.
- Aiga, H., E. Sasagawa, K. Hashimoto, J. Nakamura, C. Zúniga, J. Eduardo Romero Ché vez, H. Manuel Ramos Hernández, J. Nakagawa, Y. Tabaru, S. Salvador, y E. Salvador. 2012. Chagas Disease: Assessing the existence of a threshold for bug infestation rate. Am. J. Trop. Med. Hyg. 86: 972-979.
- Albalade, A., D. Suendermann, y W. Minker. 2011. On cluster validation for detecting the number of clusters in a data set. Int. J. Artif. Intell. Tools. 20: 941-953.
- Allan, B. F., F. Keesing, y R. S. Ostfeld. 2003. Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. Conserv. Biol. 17: 267-272.
- Alvarado-Otegui, J. A., L. A. Ceballos, M. M. Orozco, G. F. Enriquez, M. V. Cardinal, C. Cura, A. G. Schijman, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2012. The sylvatic transmission cycle of *Trypanosoma cruzi* in a rural area in the humid Chaco of Argentina. Acta Trop. 124: 79-86.
- Anderson, R. M., y R. M. May. 1992. Infectious diseases on humans. Dynamics and control. Oxford University Press, New York, USA.
- Andrade, A. L., F. Zicker, S. S. Nouer, y C. T. Martelli. 1995. Evaluation of risk factors for house infestation by *Triatoma infestans* in Brazil. Am. J. Trop. Med. Hyg. 53: 443-447.
- Aragão, M. B. 1983. Domiciliação de triatomíneos or pré-adaptação à antropofilia e à ornitofilia? Rev. Saúde públ. 17: 51-55.
- Arboleda, S., D. E. Gorla, X. Porcasi, A. Saldaña, J. Calzada, y O. N. Jaramillo. 2009.

- Development of a geographical distribution model of *Rhodnius pallescens* (Barber, 1932) using environmental data record by remote sensing. Inf. Gen. Ev. 9:441–448.
- Arino, J., J. R. Davis, D. Hartley, R. Jordan, J. M. Miller, y P. van den Driessche. 2005. A multi-species epidemic model with spatial dynamics. Math. Med. Biol. 22: 129–142.
- Arino, J., R. Jordan, y P. van den Driessche. 2007. Quarantine in a multi-species epidemic model with spatial dynamics. Math. Biosci. 206: 46–60.
- Auger, P., E. Kouokam, G. Sallet, M. Tchuente, y B. Tsanou. 2008. The Ross–MacDonald model in a patchy environment. Math. Biosci. 216: 123–131.
- Bachmann, L., C. Daniele, J. Mereb, y A. Frassetto. 2007. Identificación expeditiva de los principales problemas ambientales en el “Gran Chaco” argentino. Documento de Trabajo. UBA.
- Ballinger, G. A. 2004. Using generalized estimating equations for longitudinal data analysis. Organ. Res. Methods. 7: 127–150.
- Baddeley A., E. Rubak, y R. Turner. 2015. Spatial point patterns: Methodology and applications with R. London: Chapman and Hall/CRC Press, 2015.
- Bar, M. E., M. P. Damborsky, E. B. Oscherov, A. M. F. Milano, G. Avalos, y C. Wisnivesky-Colli. 2002. Triatomines involved in domestic and wild *Trypanosoma cruzi* transmission in Concepción, Corrientes, Argentina. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 97: 43–46.
- Bar, M. E., E. B. Oscherov, M. P. Damborsky, E. A. Porcel, y B. M. Alvarez. 1994. Interacción entre poblaciones de *Triatoma infestans* y *Triatoma sordida*. Rev. Saude Publica. 28: 59–68.
- Bar, M. E., y C. Wisnivesky-Colli. 2001. *Triatoma sordida* Stål 1859 (Hemiptera, Reduviidae: Triatominae) in palms of Northeastern Argentina. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 96: 895–899.
- Barbu, C., E. Dumonteil, S. Gourbière, P. Gouyon, y C. Larédoc. 2010. Characterization of the dispersal of non-domiciliated *Triatoma dimidiata* through the selection of spatially explicit models. PLoS Negl. Trop. Dis. 4: e777.
- Bargues, M. D., C. J. Schofield, y J. P. Dujardin. 2010. Classification and phylogeny of the Triatominae, pp. 117–147. En Am. Trypanos. Chagas Dis. One Hundred Years Res. Elsevier Inc.
- Barton K. 2016. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates D., M. Maechler, B. Bolker, y S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. J. Stat. Soft. 67: 1–48.
- Bivand R., T. Keitt, y B. Rowlingson. 2017. rgdal: Bindings for the geospatial data abstraction library. R package version 1.2–8. <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>

- Breslow, N. E. 1996. Statistics in epidemiology: The case-control study. J. Am. Stat. Assoc. 91: 14-28.
- Brown, A, U. Ortiz Martinez, M. Acerbi, y J. Corcuera. 2006. La situación ambiental Argentina 2005. Vida Silvestre. Argentina.
- Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, USA.
- Canale, D. M., M. C. Cecere, R. Chuit, y R. E. Gürtler. 2000. Peridomestic distribution of *Triatoma garciabesi* and *Triatoma guasayana* in north-west Argentina. Med. Vet. Entomol. 14: 383-390.
- Carbajal de la Fuente, A. L., S. A. Minoli, C. M. Lopes, F. Noireau, C. R. Lazzari, y M. G. Lorenzo. 2007. Flight dispersal of the Chagas disease vectors *Triatoma brasiliensis* and *Triatoma pseudomaculata* in northeastern Brazil. Acta Trop. 101: 115-119.
- Carbajal de la Fuente, A. L., X. Porcasi, F. Noireau, L. Diotaiuti, y D. E. Gorla. 2009. The association between the geographic distribution of *Triatoma pseudomaculata* and *Triatoma wygodzinskyi* (Hemiptera: Reduviidae) with environmental variables recorded by remote sensors. Infect. Genet. Evol. 9: 54-61.
- Carcavallo, R. U., D. M. Canale, y A. Martínez. 1988. Habitats de triatominos argentinos y zonas ecológicas donde prevalecen. Chagas. 5: 8-17.
- Carcavallo, R. U., I. Galíndez-Girón, J. Jurberg, y H. Lent. 1999. Atlas of Chagas' disease vectors in the Americas. Fiocruz, Rio de Janeiro.
- Carcavallo, R. U., y A. Martínez. 1972. Life cycles of some species of *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). Can. Entomol. 104: 699-704.
- Cardinal, M. V., M. B. Castañera, M. a. Lauricella, M. C. Cecere, L. A. Ceballos, G. M. Vazquez-Prokopec, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2006. A prospective study of the effects of sustained vector surveillance following community-wide insecticide application on *Trypanosoma cruzi* infection of dogs and cats in rural northwestern Argentina. Am. J. Trop. Med. Hyg. 75: 753-761.
- Castañera, M. B., J. P. Aparicio, y R. E. Gürtler. 2003. A stage-structured stochastic model of the population dynamics of *Triatoma infestans*, the main vector of Chagas disease. Ecol. Modell. 162: 33-53.
- Castillo-Neyra, R., C. M. Barbu, R. Salazar, K. Borrini, C. Naquira, y M. Z. Levy. 2015. Host-seeking behavior and dispersal of *Triatoma infestans*, a vector of Chagas Disease, under semi-field conditions. PLoS Negl. Trop. Dis. 9.
- Catalá S. 1991. The biting rate of *Triatoma infestans* in Argentina. Med. Vet. Ent. 5:325-334.
- Cavallo, M. J., I. Amelotti, y D. E. Gorla. 2016. Invasion of rural houses by wild Triatominae in the arid Chaco. J. Vector Ecol. 41: 97-102.
- Ceballos, L. A., M. V Cardinal, G. M. Vazquez-Prokopec, M. A. Lauricella, M. M. Orozco, R. Cortinas, A. G. Schijman, M. J. Levin, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2006. Long-term reduction of *Trypanosoma cruzi* infection in sylvatic mammals



- following deforestation and sustained vector surveillance in northwestern Argentina. *Acta Trop.* 98: 286–96.
- Ceballos, L. A., R. V. Piccinali, I. Berkunsky, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2009. First finding of melanic sylvatic *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) colonies in the argentine Chaco. *J Med Entomol.* 46: 1195–1202.
- Ceballos, L. A., R. V. Piccinali, P. L. Marcet, G. M. Vazquez-Prokopec, M. V. Cardinal, J. Schachter-Broide, J. P. Dujardin, E. M. Dotson, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2011. Hidden sylvatic foci of the main vector of chagas disease *Triatoma infestans*: Threats to the vector elimination Campaign? *PLoS Negl. Trop. Dis.* 5: e1365.
- Cecere, M. C., D. M. Canale, y R. E. Gürtler. 2003. Effects of refuge availability on the population dynamics of *Triatoma infestans* in central Argentina. *J. Appl. Ecol.* 40: 742–756.
- Cecere, M. C., M. B. Castañera, D. M. Canale, R. Chuit, y R. E. Gürtler. 1999. *Trypanosoma cruzi* infection in *Triatoma infestans* and other triatomines: long-term effects of a control program in rural northwestern Argentina. *Rev. Panam. Salud Publica.* 5: 392–399.
- Cecere, M. C., R. E. Gürtler, D. M. Canale, R. Chuit, y J. E. Cohen. 2002. Effects of partial housing improvement and insecticide spraying on the reinfestation dynamics of *Triatoma infestans* in rural northwestern Argentina. *Acta Trop.* 84: 101–116.
- Cecere, M. C., R. E. Gürtler, R. Chuit, y J. E. Cohen. 1997. Effects of chickens on the prevalence of infestation and population density of *Triatoma infestans* in rural houses of north-west Argentina. *Med. Vet. Entomol.* 11: 383–388.
- Cecere, M. C., G. M. Vazquez-Prokopec, L. A. Ceballos, S. Boragno, J. E. Zárate, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2013. Improved chemical control of Chagas Disease vectors in the dry Chaco region. *J. Med. Entomol.* 50: 394–403.
- Cecere, M. C., G. M. Vazquez-Prokopec, R. E. Gürtler, y U. Kitron. 2004. Spatio-temporal analysis of reinfestation by *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) following insecticide spraying in a rural community in Northwestern Argentina. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 71: 803–810.
- Cordovez, J. M., y F. Guhl. 2014. The impact of landscape transformation on the reinfestation rates of *Rhodnius prolixus* in the Orinoco Region, Colombia.
- Crocco, L., y S. S. Catalá. 1997. Host preferences of *Triatoma sordida*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 91: 927–930.
- Cruz-Lopez, L., E. A. Malo, y J. C. Rojas. 1993. Aggregation pheromone in five species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.*
- Cuba Cuba, C. A., F. Vargas, J. Roldan, y C. Ampuero. 2003. Domestic *Rhodnius ecuadoriensis* (Hemiptera, Reduviidae) infestation in Northern Peru: a comparative trial of detection methods during a six-month follow-up. *Rev. Inst. Med. trop. S. Paulo.* 45: 85–90.
- Damborsky, M. P., M. E. Bar, y E. B. Oscherov. 2001. Detección de triatominos

- (Hemiptera: Reduviidae) en ambientes domésticos y extradomésticos. Corrientes, Argentina. Cad. Saúde Pública. 17: 843–849.
- Dantas, E. S., R. Gurgel-Gonçalves, D. A. M. Villela, F. A. Monteiro, y R. Maciel-de-Freitas. 2018. Should I stay or should I go? Movement of adult *Triatoma sordida* within the peridomestic area of a typical Brazilian Cerrado rural household. Parasit. Vectors. 11: 14.
- de la Vega, G. J., y P. E. Schilman. 2017. Using eco-physiological traits to understand the realized niche: the role of desiccation tolerance in Chagas disease vectors. Oecologia. 185: 607–618.
- Demaio, P., U. O. Karlin, y M. Medina. 2015. Árboles nativos de Argentina. Tomo I: centro y Cuyo. Ed. Ecoval, Argentina.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities, pp. 342–444. En Cody, M.L., Diamond, J.M. (eds.), Ecol. Evol. communities. Belknap Press, Massachussets.
- Diamond, J. M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. Am. Sci. 66: 322–331.
- Dias, J. C. P. 1988. Controle de vetores da doença de Chagas no Brasil e riscos de reinvasão domiciliar por vetores secundários. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 83: 387–391.
- Dias, J. C. P., A. C. Silveira, y C. J. Schofield. 2002. The impact of Chagas Disease control in Latin America – A Review. Mem Inst Oswaldo, Cruz Rio Janeiro. 97: 603–612.
- Diotaiuti, L. 1997. Alterações ambientais e a colonização peridomiciliar pelo *Triatoma sordida* no estado de Minas Gerais, Brasil. Acta Toxicol. Argent. 5: 41–44.
- Diotaiuti, L., B. V. de M. Azeredo, S. C. U. Busek, y A. J. Fernandes. 1998. Controle do *Triatoma sordida* no peridomicílio rural do município de Porteirinha, Minas Gerais, Brasil. Rev. Panam. Salud Pública. 3: 21–25.
- Diotaiuti, L., C. F. Loiola, P. L. Falcão, y J. C. P. Dias. 1993. The ecology of *Triatoma sordida* in natural environments in two different regions of the state of Minas Gerais, Brazil. Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo. 35: 237–245.
- Diotaiuti, L., O. Ribeiro, D. Paula, P. L. Falcao, J. Carlos, y P. Dias. 1994. Evaluation of the Chagas' Disease vector control program in Minas Gerais, Brazil, with special reference to *Triatoma sordida*. Bull. Pan Am. Health Organ. 28: 211–219.
- Dujardin, J. 1998. Population genetics and the natural history of domestication in Triominae. Mem Inst Oswaldo Cruz, Rio Janeiro. 93: 34–36.
- Dumonteil, E., P. Nouvellet, K. Rosecrans, M. J. Ramirez-Sierra, R. Gamboa-León, V. Cruz-Chan, M. Rosado-Vallado, y S. Gourbière. 2013. Eco-bio-social determinants for house infestation by non-domiciliated *Triatoma dimidiata* in the Yucatan Peninsula, Mexico. PLoS Negl. Trop. Dis. 7: e2466.
- Dumonteil, E., M. J. Ramírez-Sierra, J. Ferral, M. Euan-Garcua, y L. Chavez-Núñez.

2009. Usefulness of community participation for the fine temporal monitoring of house infestation by non-domiciliated triatomines. *J. Parasitol.* 95: 469–471.
- Echeverria, J. E., A. N. Rodriguez, M. R. Cortez, L. G. Diotaiuti, y D. E. Gorla. 2017. Spatial and temporal distribution of house infestation by *Triatoma infestans* in the Toro Toro municipality, Potosi, Bolivia. 1–8.
- Enger, K. S., R. Ordoñez, M. L. Wilson, y J. M. Ramsey. 2004. Evaluation of risk factors for rural infestation by *Triatoma pallidipennis* (Hemiptera: Triatominae), a Mexican vector of Chagas Disease. *J. Med. Entomol.* 41: 760–767.
- Espinola, H. N., R. J. Tonn, E. Mora, J. Jimenez, y T. D. Gozalez. 1983. Colonization and competition of *Rhodnius prolixus*, *Rhodnius pictipes*, and *Triatoma maculata* (Hemiptera: Reduviidae, Triatominae) in experimental chicken houses in Venezuela. *Bull. Soc. Vector Ecol.* 8: 43–50.
- Falavigna Guilherme, A. L., G. C. Pavanelli, S. Vieira Silva, A. Lima Costa, y S. Marques de Araújo. 2001. Secondary triatomine species in dwellings and other nearby structures in municipalities under epidemiological surveillance in the state of Paraná, Brazil. *Rev. Panam. Salud Publica.* 9: 385–392.
- Forattini, O. P. 1980. Biogeografia, origem e distribuição da domiciliação de triatomíneos no Brasil. *Rev. Saúde públ.* 14: 265–299.
- Forattini, O. P., O. A. Ferreira, E. X. Rabello, J. M. Soares Barata, y J. L. Ferreira Santos. 1983. Aspectos ecológicos da Tripanossomíase americana. XVII. Desenvolvimento da domiciliação triatomínea regional, em centro de endemismo de *Triatoma sordida*. *Rev. Saúde públ.* 17: 159–199.
- Forattini, O. P., O. A. Ferreira, E. O. da Rocha e Silva, y E. X. Rabello. 1973. Aspectos ecológicos da Tripanossomíase americana. V. Observações sobre colonização espontânea de triatomíneos silvestres em ecótopos artificiais, com especial referência ao *Triatoma sordida*. *Rev. Saúde públ.* 7: 219–239.
- Forattini, O. P., O. A. Ferreira, E. O. da Rocha e Silva, y E. X. Rabello. 1975. Aspectos ecológicos da Tripanossomíase americana. VII. Permanência e mobilidade do *Triatoma sordida* em relação aos ecótopos artificiais. *Rev. Saúde públ.* 9: 467–476.
- Forattini, O. P., O. A. Ferreira, E. O. da Rocha e Silva, y E. X. Rabello. 1979. Aspectos ecológicos da Tripanossomíase americana. XV. Desenvolvimento, variação e permanência de *Triatoma sordida*, *Pastrongylus megistus* e *Rhodnius neglectus* em ecótopos artificiais. *Rev. Saúde públ.* 13: 220–234.
- Fortin, M. J. y M. R. T. Dale 2005. Spatial analysis: A guide for ecologist.
- Fournier D.A., H. J. Skaug, J. Ancheta, J. Ianelli, A. Magnusson, M. Maunder, A. Nielsen, y J. Sibert. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw.* 27: 233–249.
- Gajate, P. P., M. V. Bottazzi, S. M. Pietrokovsky, y C. Wisnivesky-Colli. 1996. Potential colonization of the peridomicile by *Triatoma guasayana*

- (Hemiptera: Reduviidae) in Santiago del Estero, Argentina. J. Med. Entomol. 33: 635–639.
- Galvão, C., y S. A. Justi. 2015. An overview on the ecology of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). Acta Trop. 151: 116–125.
- Galuzo, I. G. 1975. Landscape epidemiology (epizootiology). Advances in veterinary science and comparative medicine 19:73–96.
- García-Zapata, M. T. A., y P. D. Marsden. 1992. Control of the transmission of Chagas disease in Mambai, Goias, Brazil (1980–1988). Am J Trop Med Hyg. 46: 440–443.
- García, B. A., D. M. Canale, y A. Blanco. 1995. Genetic structure of four species of *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae) from Argentina. J. Med. Entomol. 32: 134–137.
- Gasparri, N. I., y H. R. Grau. 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). For. Ecol. Manage. 258: 913–921.
- Gaspe, M. S., Schachter-Broide, J., Gurevitz, J. M., Kitron, U., R. E. Gürtler, y J. P. Dujardin. 2012. Microgeographic spatial structuring of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) populations using wing geometric morphometry in the Argentine Chaco. J. Med. Entomol. 49: 504–514.
- Gaspe M. S., J. M. Gurevitz, R. E. Gürtler, y J. P. Dujardin. 2013. Origins of house reinfestation with *Triatoma infestans* after insecticide spraying in the Argentine Chaco using wing geometric morphometry. Infection, Genetics and Evolution. 17: 93–100.
- Gaspe, M. S., Y. M. Provecho, M. V. Cardinal, M. P. Fernandez, R. E. Gürtler. 2015. Ecological and socio-demographic determinant of house infestation by *Triatoma infestans* in the indigenous communities of the Argentine Chaco. PLoS Negl. Trop. Dis. 9: e0003614.
- Getis, A. 1984. Interaction modeling using second-order analysis. Environ. Plan. A. 16: 173–183.
- Giménez, A. M., y J. G. Moglia. 2003. Árboles del Chaco argentino. Guía para el reconocimiento dendrológico. Universidad Nacional de Santiago del Estero, Santiago del Estero, Argentina.
- Gonzalez-Britez, N. E., H. J. Carrasco, C. E. Martínez Purroy, M. D. Feliciangeli, M. Maldonado, E. López, M. J. Segovia, y A. Rojas de Arias. 2014. Genetic and morphometric variability of *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) from the eastern and western regions of Paraguay. Front. public Heal. 2: 1–9.
- Gorla, D. E. 2002. Variables ambientales registradas por sensores remotos como indicadores de la distribución geográfica de *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae). Ecol. Austral. 12: 117–127.
- Gorla, D. E., J. Jurberg, S. S. Catalá, y C. J. Schofield. 1993. Systematics of *Triatoma sordida*, *T. guasayana* and *T. patagonica* (Hemiptera, Reduviidae). Mem. Inst. Oswaldo Cruz.
- Gorla, D. E., y C. J. Schofield. 1985. Analysis of egg mortality in experimental

- populations of *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in Argentina. Bull. Soc. Vector Ecol. 10: 107–117.
- Gorla, D. E., y C. J. Schofield. 1989. Population dynamics of *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in the Argentine Chaco. Med. Vet. Entomol. 3: 179–194.
- Gorla, D., y F. Noireau. 2010. Geographic distribution of Triatominae vectors in America. Am. Trypanos. 209–231.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. Ecology. 81: 2606.
- Gottdenker, N. L., J. E. Calzada, A. Saldaña, y C. R. Carroll. 2011. Association of anthropogenic land use change and increased abundance of the Chagas disease vector *Rhodnius pallescens* in a rural landscape of Panama. Am. J. Trop. Med. Hyg. 84: 70–77.
- Grijalva, M. J., F. S. Palomeque, A. G. Villacís, C. L. Black, y L. Arcos-Terán. 2010. Absence of domestic triatomine colonies in an area of the coastal region of Ecuador where Chagas disease is endemic. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 105: 677–681.
- Grijalva, M. J., D. Terán, y O. Dangles. 2014. Dynamics of sylvatic chagas disease vectors in coastal Ecuador is driven by changes in land cover. PLoS Negl. Trop. Dis. 8: e2960.
- Guhl, F., y A. Aufderheide. 2010. Chagas disease in Pre-colombian civilizations pp 25–44 *en* American trypanosomiasis Chagas disease. One hundred years of research. Telleria y Tibayrenc (eds). Elsevier.
- Guhl, F., N. Pinto, y G. Aguilera. 2009. Sylvatic triatominae: A new challenge in vector control transmission. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 104: 71–75.
- Gurevitz, J. M., L. A. Ceballos, M. S. Gaspe, J. A. Alvarado-Otegui, G. F. Enríquez, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2011. Factors affecting infestation by *Triatoma infestans* in a rural area of the humid Chaco in Argentina: A multi-model inference approach. PLoS Negl. Trop. Dis. 5: e1349.
- Gurevitz, J. M., M. S. Gaspe, G. F. Enriquez, Y. M. Provecho, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2013. Intensified surveillance and insecticide-based control of the Chagas Disease vector *Triatoma infestans* in the Argentinean Chaco. PLoS Negl. Trop. Dis. 7: e2158.
- Gurgel-Gonçalves, R., y C. A. Cuba. 2009. Predicting the potential geographical distribution of *Rhodnius neglectus* (Hemiptera: Reduviidae) based on ecological niche modelling. J. Med. Ent. 46:952–960.
- Gurgel-Gonçalves, R., J. B. C. Ferreira, A. F. Rosa, M. E. Bar, y C. Galvão. 2011. Geometric morphometrics and ecological niche modelling for delimitation of near-sibling triatomine species. Med. Vet. Entomol. 25: 84–93.
- Gurgel-Gonçalves, R., C. Galvão, J. Costa, y A. Townsend Peterson. 2012. Geographic distribution of Chagas Disease vectors in Brazil based on ecological niche modeling. J. Trop. Med. 2012: 15.

- Gurgel-Gonçalves, R., F. das C. A. Pereira, I. P. Lima, y R. R. Cavalcante. 2010. Distribuição geográfica, infestação domiciliar e infecção natural de triatomíneos (Hemiptera: Reduviidae) no Estado do Piauí, Brasil, 2008. Rev. Pan-Amazônica Saúde. 1: 57–64.
- Gürtler, R. E., D. M. Canale, C. Spillmann, R. Stariolo, O. D. Salomón, S. Blanco, y E. L. Segura. 2004. Effectiveness of residual spraying of peridomestic ecotopes with deltamethrin and permethrin on *Triatoma infestans* in rural western Argentina: A district-wide randomized trial. Bull. World Health Organ. 82: 196–205.
- Gürtler, R. E., M. C. Cecere, D. M. Canale, M. B. Castañera, R. Chuit, y J. E. Cohen. 1999. Monitoring house reinfestation by vectors of Chagas disease: a comparative trial of detection methods during a four-year follow-up. Acta Trop. 72: 213–234.
- Gürtler, R. E., M. C. Cecere, M. del P. Fernández, G. M. Vazquez-Prokopec, L. A. Ceballos, J. M. Gurevitz, U. Kitron, y J. E. Cohen. 2014.a Key source habitats and potential dispersal of *Triatoma infestans* populations in Northwestern Argentina: implications for vector control. PLoS Negl. Trop. Dis. 8: e3238.
- Gürtler, R. E., M. C. Cecere, G. M. Vázquez-Prokopec, L. A. Ceballos, J. M. Gurevitz, M. D. P. Fernández, U. Kitron, y J. E. Cohen. 2014.b Domestic animal hosts strongly influence human-feeding rates of the Chagas Disease vector *Triatoma infestans* in Argentina. PLoS Negl. Trop. Dis. 8: e2894.
- Gürtler, R. E., R. M. Petersen, M. C. Cecere, N. J. Schweigmann, R. Chuit, J. M. Gualtieri, y C. Wisnivesky-Colli. 1994. Chagas disease in north-west Argentina: risk of domestic reinfestation by *Triatoma infestans* after a single community-wide application of deltamethrin. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. 88: 27–30.
- Gürtler, R. E., G. M. Vazquez-Prokopec, L. A. Ceballos, C. Lund Petersen, y O. D. Salomon. 2001. Comparison between two artificial shelter units and timed manual collections for detecting peridomestic *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in rural Northwestern Argentina. J. Med. Entomol. 38: 429–436.
- Hack W.H. 1955. Studies on the biology of *Triatoma infestans*. Ann. Inst. Ned. Regional 4:125–147.
- Haeckel, E. 1866. Generelle morphologie der organismen: Allgemeine entwicklungsgeschichte der organismen. Vol. 2. G. Reimer
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. J. Anim. Ecol. 63: 151–162.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, New York, USA.
- Hanski, I., y C. D. Thomas. 1994. Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. Biol. Conserv. 68: 167–180.
- Hay, S. I. 2000. An overview of remote sensing and geodesy for epidemiology and public health application. Adv. Parasitol. 47: 1–35.
- Herrera, H. M., F. L. Rocha, C. V Lisboa, V. Rademaker, G. M. Mourão, y A. M.

- Jansen. 2011.** Food web connections and the transmission cycles of *Trypanosoma cruzi* and *Trypanosoma evansi* (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) in the Pantanal region, Brazil. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 105: 380–387.
- Hess, G. 1996.** Disease in metapopulation models: implications for conservation. *Ecology.* 77: 1617–1632.
- Hijmans, R. J. 2016.** raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 2.5–8. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Højsgaard, S., U. Halekoh, y J. Yan. 2006.** The R Package geepack for Generalized Estimating Equations. *J. Stat. Softw.* 15: 1–11.
- Hopkins, B., y J. G. Skellam. 1954.** A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann. Bot.* 18: 213–227.
- Hotez, P. J. 2014.** Ten Global “Hotspots” for the Neglected Tropical Diseases. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 8: 3–5.
- Hotez, P. J., M. E. Bottazzi, C. Franco–Paredes, S. K. Ault, y M. R. Periago. 2008.** The neglected tropical diseases of Latin America and the Caribbean: A review of disease burden and distribution and a roadmap for control and elimination. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 2: e300.
- Jacquemyn, H., P. Endels, O. Honnay, y T. Wiegand. 2010.** Evaluating management interventions in small populations of a perennial herb *Primula vulgaris* using spatiotemporal analyses of point patterns. *J. App. Ecol.* 47: 431–440.
- Jones, T. M. 1994.** Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: lessons for conservation in a fragmented landscape. *Biol. Conserv.* 67: 281.
- Jurberg, J., C. Galvão, H. Lent, F. Monteiro, C. Macedo Lopes, F. Panzera, y R. Pérez. 1998.** Revalidacao de *Triatoma garciabesi* Carcavallo, Cichero, Martínez, Prosen & Ronderos, 1967 (Hemiptera–Reduviidae). *Entomol. y Vectores.* 5: 107–122.
- Kassambara, A., y F. Mundt. 2017.** factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.4. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Koch, D. E., R. L. Mohler, y D. G. Goodin. 2007.** Stratifying land use / land cover for spatial analysis of disease ecology and risk: an example using object–based classification techniques. *Geospat. Health.* 2: 15–28.
- Langlois, J. P., L. Fahrig, G. Merriam, y H. Artsob. 2001.** Landscape structure influences continental distribution of hantavirus in deer mice. *Landsc. Ecol.* 16: 255–266.
- Lardeaux, F. 2013.** Niche invasion, competition and coexistence amongst wild and domestic Bolivian populations of Chagas vector *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *C. R. Biol.* 336: 183–193.
- Le S., J. Josse, y F. Husson.. 2008.** FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *J. Stat. Soft.* 25: 1–18.

- Lehane, M. J., P. K. Mcewen, C. J. Whitaker, y C. J. Schofield. 1992. The role of temperature and nutritional status in flight initiation by *Triatoma infestans*. *Acta Trop.* 52: 27–38.
- Leite, G. R., C. B. dos Santos, y A. Falqueto. 2011. Influence of the landscape on dispersal of sylvatic triatomines to anthropic habitats in the Atlantic Forest. *J. Biogeogr.* 38: 651–663.
- Lent, H., y P. Wygodzinsky. 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 163: 123–520.
- Leutner B., y N. Horning. 2017. RStoolbox: Tools for remote sensing data analysis. R package version 0.1.10. <https://CRAN.R-project.org/package=RStoolbox>
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15: 237–240.
- Levy, M. Z., C. M. Barbu, R. Castillo-neyra, V. R. Quispe-machaca, J. Ancca-juarez, P. Escalante-mejia, K. Borrini-mayori, M. Niemierko, T. S. Mabud, J. R. Behrman, C. Naquira-velarde, C. Disease, W. Group, y M. Z. Levy. 2014. Urbanization, land tenure security and vector-borne Chagas disease. *Proc. R. Soc. B.* 281: 20141003.
- Liang, K. Y., y S. L. Zeger. 1986. Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika.* 73: 13–22.
- Lorenzo Figueiras, A. N., y C. R. Lazzari. 1998. Aggregation behaviour and interspecific responses in three species of Triatominae. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 93: 133–137.
- Lorosa, E. S., Nunes, I. M., Vinhaes, M. D. C., Andrade, R. E. D., y J. Jurberg. 2000. Preferência alimentar de algumas espécies de triatomíneos capturados no estado do Rio Grande do Sul, Brasil, com auxílio da técnica de precipitina e grau de infectividade. *Entomología y vectores.* 7: 211–225.
- Macchiaverna, N. P., M. S. Gaspe, G. F. Enriquez, L. Tomassone, R. E. Gürtler, y M. V Cardinal. 2015. *Trypanosoma cruzi* infection in *Triatoma sordida* before and after community-wide residual insecticide spraying in the Argentinean Chaco. *Acta Trop.* 143: 97–102.
- MacKenzie, D. I., J. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, L. L. Bailey, y J. E. Hines. 2006. Occupancy estimation and modeling. Inferring patterns and dynamics of species occurrence, *Wildlife Biol.* Elsevier Academic Press, USA.
- Maeda, M. H., M. B. Knox, y R. Gurgel-Gonçalves. 2012. Occurrence of synanthropic triatomines (Hemiptera: Reduviidae) in the Federal District of Brazil. *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* 45: 71–76.
- Maffey, L., M. V. Cardinal, P. C. Ordóñez-Krasnowski, L. A. Lanati, M. A. Lauricella, A. G. Schijman, y R. E. Gürtler. 2012. Direct molecular identification of *Trypanosoma cruzi* discrete typing units in domestic and peridomestic *Triatoma infestans* and *Triatoma sordida* from the Argentine Chaco. *Parasitology.* 139: 1570–1579.



- Marcet, P. L., T. Duffy, M. V. Cardinal, J. M. Burgos, M. A. Lauricella, M. J. Levin, U. Kitron, R. E. Gürtler, y A. G. Schijman. 2006. PCR-based screening and lineage identification of *Trypanosoma cruzi* directly from faecal samples of triatomine bugs from northwestern Argentina. *Parasitology*. 132: 57–65.
- McEwen, P. K., y M. J. Lehane. 1993. Factors influencing flight initiation in the triatomine bug *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae). *Insect Sci Applic.* 14: 461–464.
- Minoli, S. A., y C. R. Lazzari. 2006. Take – off activity and orientation of triatomines (Heteroptera: Reduviidae) in relation to the presence of artificial lights. *Acta Trop.* 97: 324–330.
- Mirkin, B. 2011. Choosing the number of clusters. *Wiley Interdiscip. Rev. Data Min. Knowl. Discov.* 1: 252–260.
- Moilanen, A. 1995. Parameterization of a metapopulation model: An empirical comparison of several different genetic algorithms, simulated annealing and tabu search. 1995 *Ieee Int. Conf. Evol. Comput.* 17: 551–556.
- Moilanen, A. 2000. The equilibrium assumption in estimating the parameters of metapopulation models. *J. Anim. Ecol.* 69: 143–153.
- Moilanen, A., A. T. Smith, y I. Hanski. 1998. Long-term dynamics in a metapopulation of the American pika. *Am. Nat.* 152: 530–42.
- Monroy, M. C., D. M. Bustamante, A. G. Rodas, M. E. Enriquez, y R. G. Rosales. 2003. Habitats, dispersion and invasion of sylvatic *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in Petén, Guatemala. *J. Med. Entomol.* 40: 800–806.
- Mota, T., A. C. R. Vitta, A. N. Lorenzo-Figueiras, C. P. Barezani, C. L. Zani, C. R. Lazzari, L. Diotaiuti, L. Jeffares, B. Bohman, y M. G. Lorenzo. 2014. A multi-species bait for Chagas disease vectors. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 8: 1–8.
- Nascimento, C., A. M. Marassá, I. Curado, y R. M. F. Piazza. 1997. Encontro de *Panstrongylus megistus* em ecótopo artificial: domiciliação ou mera visitaç o ? *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* 30: 333–336.
- Noireau, F., M.-F. Bosseno, R. Carrasco, J. Telleria, F. Vargas, C. Camacho, N. Yaksic, y S. F. BreniEre. 1995. Sylvatic triatomines (Hemiptera: Reduviidae) in Bolivia: trends toward domesticity and possible infection with *Trypanosoma cruzi* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae). *J. Med. Entomol.* 32: 594–598.
- Noireau, F., F. Brenière, L. Cardozo, M. F. Bosseno, F. Vargas, C. Peredo, y M. Medinacelli. 1996. Current spread of *Triatoma infestans* at the expense of *Triatoma sordida* in Bolivia. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 91: 271–272.
- Noireau, F., A. L. Carbajal de la Fuente, C. M. Lopes, y L. Diotaiuti. 2005. Some considerations about the ecology of Triatominae. *An. Acad. Bras. Cienc.* 77: 431–436.
- Noireau, F., y J. P. Dujardin. 2010. Biology of Triatominae, pp. 149–168. *En* Telleria, J., Tibayrenc, M. (eds.), *Am. Trypanos. Chagas Dis. One Hundred Years Res.* Elsevier Academic Press, Burlington, USA.

- Noireau, F., T. Gutierrez, R. Flores, F. Brenière, M. F. Bosseno, y C. Wisnivesky-Colli. 1999. Ecogenetics of *Triatoma sordida* and *Triatoma guasayana* (Hemiptera: Reduviidae) in the Bolivian Chaco. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 94: 451–457.
- Orozco, M. M., G. F. Enriquez, J. A. Alvarado-Otegui, M. V. Cardinal, A. G. Schijman, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2013. New sylvatic hosts of *Trypanosoma cruzi* and their reservoir competence in the humid Chaco of Argentina: a longitudinal study. Am. J. Trop. Med. Hyg. 88: 872–82.
- Orozco, M. M., R. V. Piccinalli, M. S. Mora, G. F. Enriquez, M. V. Cardinal, y R. E. Gürtler. 2014. The role of sigmodontine rodents as sylvatic hosts of *Trypanosoma cruzi* in the Argentinean Chaco. Infect. Genet. Evol. 22: 12–22.
- Oscherov, E. B., M. P. Damborsky, M. E. Bar, G. Avalos, B. M. Alvarez, H. Presman, y C. Wisnivesky-Colli. 2001. Interactions between *Triatoma infestans* and *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) in artificial ecotopes: population growth and age structure. J. Med. Entomol. 38: 214–217.
- Oscherov, E. B., M. P. Damborsky, M. E. Bar, y D. E. Gorla. 2004. Competition between vectors of Chagas disease, *Triatoma infestans* and *T. sordida*: effects on fecundity and mortality. Med. Vet. Entomol. 18: 323–8.
- Oscherov, E. B., M. P. Damborsky, M. E. Bar, y E. Porcel. 1996. Population statistics of *Triatoma sordida* Stål 1859 (Hemiptera: Reduviidae) in experimental conditions. Rev. Saúde Pública. 30: 438–443.
- Ostfeld, R. S., G. E. Glass, y F. Keesing. 2005. Spatial epidemiology: an emerging (or re-emerging) discipline. Trends Ecol. Evol. 20: 328–336.
- PAHO y WHO. 2016. Enfermedades infecciosas desatendidas en las Américas: historias de éxito e innovación para llegar a los más necesitados. Washington, DC.
- Panzer, F., S. Hornos, J. Pereira, R. Cestau, D. Canale, L. Diotaiuti, J. P. Dujardin, y R. Perez. 1997. Genetic variability and geographic differentiation among three species of triatomine bugs (Hemiptera–Reduviidae). Am. J. Trop. Med. Hyg. 57: 732–739.
- Panzer, F., S. Pita, J. Nattero, Y. Panzer, C. Galvão, T. Chavez, A. Rojas, D. Arias, L. C. Téllez, y F. Noireau. 2015. Cryptic speciation in the *Triatoma sordida* subcomplex (Hemiptera, Reduviidae) revealed by chromosomal markers. Parasit. Vectors. 8: 495.
- Patz, J. A., S. H. Olson, C. K. Uejio, y H. K. Gibbs. 2008. Disease emergence from global climate and land use change. Med. Clin. North Am. 92: 1473–1491.
- Pavlovsky, E. 1966. Natural nidity of transmissible diseases with special reference to the landscape epidemiology of zoonothroponoses. London. Urbana: University of Illinois Press, Illinois, USA.
- Pellet, J., E. Fleishman, D. S. Dobkin, A. Gander, y D. D. Murphy. 2007. An empirical evaluation of the area and isolation paradigm of metapopulation dynamics. Biol. Conserv. 136: 483–495.

- Peña Chocarro, M. del C., J. De Egea Juvinel, M. Vera, H. Maturo, y S. Knapp. 2012. Guía de árboles y arbustos del Chaco húmedo. De Egea y Peña-Chocarro (eds). The Natural History Museum, Guyra Paraguay, Fundación Moisés Bertoni y Fundación hábitat y desarrollo. Asunción, Paraguay
- Pereira, M. H., N. F. Gontijo, A. A. Guarneri, M. R. V. Sant'Anna, y L. Diotaiuti. 2006. Competitive displacement in Triatominae: the *Triatoma infestans* success. Trends Parasitol. 22: 516–520.
- Pessoa, G. C. D., P. A. Vinãs, A. C. L. Rosa, y L. Diotaiuti. 2015. History of insecticide resistance of Triatominae vectors. Rev. Soc. Bras. Med. Trop. 48: 380–389.
- Picollo M. I., C. Vassena, P. S. Orihuela, S. Barrios, M. Zaidenberg, y E. Zerba. 2005. High resistance to pyrethroid insecticides associated with ineffective field treatments in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) from northern Argentina. J. Med. Ent. 4: 637–642.
- Piquer-Rodríguez, M., S. Torella, G. Gavier-Pizarro, J. Volante, D. Somma, R. Ginzburg, y T. Kuemmerle. 2015. Effects of past and future land conversions on forest connectivity in the Argentine Chaco. Landsc. Ecol. 30: 817–833.
- Pinheiro J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, y R Core Team. 2017. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–131. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Porcasi, X., S. S. Catalá, H. Hrellac, M. C. Scavuzzo, y D. E. Gorla. 2006. Infestation of rural houses by *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in southern area of Gran Chaco in Argentina. J. Med. Entomol. 43: 1060–1067.
- Pullan, R. L., H. J. W. Sturrock, R. J. S. Magalhães, A. C. A. Clements, y S. J. Brooker. 2012. Spatial parasite ecology and epidemiology: a review of methods and applications. Parasitology 139: 1870–1887.
- QGIS Development Team 2017. QGIS geographic information system. Open source GeoSpatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- Quinn, G. P., y M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, New York, USA.
- Rabinovich, J. E. 1972. Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. I. *Triatoma infestans* Klug. J Med Entomol. 9: 351–370.
- Rabinovich, J. E. 1985. Ecología poblacional de los triatominos, pp. 121–147. En Factores biológicos y ecológicos de la Enfermedad de Chagas. Centro Panamericano de Ecología Humana y Salud (México), Organización Panamericana de la Salud Washington, Ministerio de Salud y Acción Social Argentina, Servicio Nacional de Chagas.
- Rabinovich, J. E., P. Himschoot, 1990. A population-dynamics simulation model of the main vectors of Chagas' Disease transmission, *Rhodnius prolixus* and *Triatoma infestans*. Ecol. Model. Elsevier Sci. Publ. 52: 249–266.
- Rabinovich, J. E., U. D. Kitron, Y. Obed, M. Yoshioka, N. Gottdenker, y L. F. Chaves.

2011. Ecological patterns of blood-feeding by kissing-bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 106: 479–94.
- R Core Team.** 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ramsey, J. M., A. L. Alvear, R. Ordonez, G. Munoz, A. Garcia, R. Lopez, y R. Leyva.** 2005. Risk factors associated with house infestation by the Chagas disease vector *Triatoma pallidipennis* in Cuernavaca metropolitan area, Mexico. Med. Vet. Entomol. 19: 219–228.
- Ramsey, J. M., A. Cruz-Celis, L. Salgado, L. Espinosa, R. Ordoñez, R. Lopez, y C. J. Schofield.** 2003. Efficacy of pyrethroid insecticides against domestic and peridomestic populations of *Triatoma pallidipennis* and *Triatoma barberi* (Reduviidae:Triatominae) vectors of Chagas' disease in Mexico. J. Med. Entomol. 40: 912–920.
- Reisen, W. K.** 2010. Landscape epidemiology of vector-borne diseases. Annu. Rev. Entomol. 55: 461–483.
- Riaño, H. C., N. Jaramillo, y J. P. Dujardin.** 2009. Growth changes in *Rhodnius pallescens* under simulated domestic and sylvatic conditions. Infect. Genet. Evol. 9: 162–168.
- Ripley, B. D.** 1976. The second-order analysis of stationary point processes. J. Appl. Probab. 13: 255–266.
- da Rocha e Silva, E. O., J. M. Pacheco de Souza, J. C. Rehder de Andrade, C. da Silva Mello, y O. A. Ferreira.** 1977. Preferência alimentar (entre sangue humano e ave) dos *Triatoma sordida* encontrados em casas habitadas da região norte do Estado de São Paulo — Brasil. Rev. Saúde públ. 11: 256–269.
- Rodriguez, D., y J. Rabinovich.** 1980. The effect of density on some population parameters of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. J. Med. Entomol.
- Rojas de Arias, A., F. Abad-Franch, N. Acosta, E. López, N. González, E. Zerba, G. Tarelli, y H. Masuh.** 2012. Post-control surveillance of *Triatoma infestans* and *Triatoma sordida* with chemically-baited sticky traps. PLoS Negl. Trop. Dis. 6: e1822.
- Romaña, C., L. Emperaire, y A. M. Jansen.** 2003. Conceptual approaches and methodological proposals for the study of interactions between environment and health: application to a research program on American trypanosomiasis. Cad. Saúde Pública. 19: 945–953.
- Ross, R.** 1915. Some a priori pathometric equations. Br. Med. J. 546–547.
- Rossi, J. C. N., E. C. Duarte, y R. Gurgel-Gonçalves.** 2015. Factors associated with the occurrence of *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) in rural localities of Central-West Brazil. Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 110: 192–200.
- Roux, E., A. De Fátima Venâncio, J.-F. Girres, y C. A. Romaña.** 2011a. Spatial patterns and eco-epidemiological systems—part I: multi-scale spatial modelling

- of the occurrence of Chagas disease insect vectors. *Geospat. Health*. 6: 41–51.
- Roux, E., A. De Fátima Venâncio, J.-F. Girres, y C. A. Romaña. 2011b. Spatial patterns and eco-epidemiological systems – part II: characterising spatial patterns of the occurrence of the insect vectors of Chagas disease based on remote sensing and field data. *Geospat. Health*. 6: 53–64.
- Sanchez-Martin, M. J., M. D. Feliciangeli, D. Campbell-Lendrum, y C. R. Davies. 2006. Could the Chagas disease elimination programme in Venezuela be compromised by reinvasion of houses by sylvatic *Rhodnius prolixus* bug populations? *Trop. Med. Int. Health*. 11: 1585–93.
- Sánchez, Z., G. Russomando, L. Chena, E. Nara, E. Cardozo, B. Paredes, E. Ferreira, Z. Sánchez, G. Russomando, L. Chena, E. Nara, E. Cardozo, B. Paredes, y E. Ferreira. 2016. *Triatoma sordida*: indicadores de adaptación y transmisión de *Trypanosoma cruzi* en intradomicilio del Chaco Paraguayo. *Memorias del Inst. Investig. en Ciencias la Salud*. 14: 96–101.
- Scheiner, S. M., y M. R. Willig. 2008. A general theory of ecology. *Theor. Ecol.* 1: 21–28.
- Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* 70: 586–595.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240–285.
- Schofield, C. J. 1978. A comparison of sampling techniques for domestic populations of Triatominae. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 72: 449–455.
- Schofield, C. J. 1980. Density regulation of domestic populations of *Triatoma infestans* in Brazil. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 74: 761–769.
- Schofield, C. J. 1982. The role of blood intake in density regulation of populations of *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae). *Bull. Entomol. Res.* 72: 617–629.
- Schofield, C. J. 1994. Triatominae. Biology and control. West Sussex, UK.
- Schofield, C. J., y J. C. P. Dias. 1999. The Southern Cone Initiative against Chagas Disease. *Adv. Parasitol., Advances in Parasitology*. 42: 1–27.
- Schofield, C. J., L. Diotaiuti, y J. P. Dujardin. 1999. The process of domestication in Triatominae. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. 94: 375–378.
- Schofield, C. J., y C. Galvão. 2009. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. *Acta Trop.* 110: 88–100.
- Schofield, C. J., J. Jannin, y R. Salvatella. 2006. The future of Chagas disease control. *Trends Parasitol.* 22: 583–588.
- Schofield, C. J., M. J. Lehane, P. Mcewan, S. S. Catala, y D. E. Gorla. 1991. Dispersive flight by *Triatoma sordida*. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 85: 676–678.
- Schofield, C. J., M. J. Lehane, P. K. McEwen, S. S. Catala, y D. E. Gorla. 1992. Dispersive flight by *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in Argentina. *Med. Vet. Entomol.* 6: 51–56.

- Schofield, C. J., y J. N. Matthews. 1985. Theoretical approach to active dispersal and colonization of houses by *Triatoma infestans*. J Trop Med Hyg. 88: 211–22.
- Schofield, C. J., N. G. Williams, y T. F. Marshall. 1986. Density-dependent perception of triatominae bug bites. Ann. Trop. Med. Parasitol. 80: 351–358.
- Schweigmann, N., S. Vallve, O. Muscio, M. Ghillini, A. Alberti, y C. Wisniveskycolli. 1988. Dispersal flight by *Triatoma infestans* in an arid area of Argentina. Med. Vet. Entomol. 2: 401–404.
- Segura E. 2002. El control de la Enfermedad de Chagas en la República Argentina en El control de la enfermedad de Chagas en los países del Cono Sur de América. Historia de una iniciativa internacional. 1991/2001. Silveira, A. C., A. Rojas de Arias, E. L. Segura, G. Guillén, G. Russomando, H. Schenone, J. C. Pinto Dias, J. Valdes Padilla, M. Lorca, y R. Salvatella.
- Silveira, A. C., A. Rojas de Arias, E. L. Segura, G. Guillén, G. Russomando, H. Schenone, J. C. Pinto Dias, J. Valdes Padilla, M. Lorca, y R. Salvatella. 2002. El control de la Enfermedad de Chagas en los países del Cono Sur de América. Historia de una iniciativa internacional 1991/2001. PAHO.
- Sjögren-Gulve, P. 1994. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the Pool Frog, *Rana Lessonae*. Ecology. 75: 1357–1367.
- Sjögren-Gulve, P., y I. Hanski. 2000. Metapopulation viability analysis using occupancy models. Ecol. Bull. 48: 53–71.
- Skaug H., D. Fournier, B. Bolker, A. Magnusson, y A Nielsen . 2016. Generalized linear mixed models using 'AD Model Builder'. R package version 0.8.3.3.
- Smith, D. L., B. Lucey, L. A. Waller, J. E. Childs, y L. A. Real. 2002. Predicting the spatial dynamics of rabies epidemics on heterogeneous landscapes. PNAS 99: 3668–3672.
- StataCorp. 2015. Stata statistical software: release 14. College Station, TX: StataCorp LP.
- Stevens, L., P. L. Dorn, J. O. Schmidt, J. H. Klotz, D. Lucero, y S. A. Klotz. 2011. Kissing Bugs. The Vectors of Chagas., pp. 169–192. En Advances in parasitology: Chagas disease, Part A. Weiss, L.M., Tanowitz, H.B., Kirchhoff, L. V. (eds.). Elsevier Academic Press.
- Suarez-Davalos, V., O. Dangles, A. G. Villacis, y M. J. Grijalva. 2010. Microdistribution of sylvatic triatomine populations in central-coastal Ecuador. J. Med. Entomol. 47: 80–88.
- Tartarotti, E., M. T. V. Azeredo-oliveira, y C. R. Ceron. 2004. Vectorial problematic of the Chagas disease. Arq Cienc Saúde. 11: 44–47.
- The Nature Conservancy (TNC), Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA), Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco (DeSdel Chaco), y Wildlife Conservation Society Bolivia (WCS). 2005. Evaluación ecorregional del Gran Chaco Americano / Gran Chaco Americano ecoregional assessment.
- Timischl, W. 1984. Influence of landscape on the spread of an infection. Bull. Math.

- Biol. 46: 869–877.
- Torrella, S. A., y J. M. Adámoli. 2005. Situación ambiental de la ecorregión del Chaco seco, p. 28. *En* La situación ambiental argentina. Argentina.
- Vazquez-Prokopec, G. M., L. A. Ceballos, M. C. Cecere, y R. E. Gürtler. 2002. Seasonal variations of microclimatic conditions in domestic and peridomestic habitats of *Triatoma infestans* in rural northwest Argentina. *Acta Trop.* 84: 229–238.
- Vazquez-Prokopec, G. M., L. A. Ceballos, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2004. Active dispersal of natural populations of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in rural Northwestern Argentina. *J. Med. Entomol.* 41: 614–621.
- Vazquez-Prokopec, G. M., L. A. Ceballos, P. L. Marcet, M. C. Cecere, M. V. Cardinal, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2006. Seasonal variation in active dispersal of natural populations of *Triatoma infestans* in rural north-west Argentina. *Med. Vet. Entomol.* 20: 273–279.
- Vazquez-Prokopec, G. M., M. C. Cecere, D. M. Canale, R. E. Gürtler, y U. Kitron. 2005. Spatio temporal patterns of reinfestation by *Triatoma guasayana* (Hemiptera: Reduviidae) in a rural community of Northwestern Argentina. *J. Med. Entomol.* 42: 571–581.
- Vazquez-Prokopec, G. M., M. C. Cecere, U. D. Kitron, y R. E. Gürtler. 2008. Environmental and demographic factors determini ng the spatial distribution of *Triatoma guasayana* in peridomestic and semi-sylvatic habitats of rural northwestern Argentina. *Med. Vet. Entomol.* 22: 273–282.
- Vazquez-Prokopec, G. M., C. Spillmann, M. Zaidenberg, R. E. Gürtler, y U. Kitron. 2012. Spatial heterogeneity and risk maps of community infestation by *Triatoma infestans* in rural northwestern Argentina. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 6: e1788.
- Verboom, J., A. Schotman, P. Opdam, y J. a J. Metz. 1991. European nuthatch metapopulation in a fragmented agricultural landscape. *Oikos.* 61: 149–156.
- Villalobos, G., F. Martínez-Hernández, P. de la Torre, J. P. Laclette, y B. Espinoza. 2011. Entomological indices, feeding sources, and molecular identification of *Triatoma phyllosoma* (Hemiptera: Reduviidae) one of the main vectors of Chagas disease in the Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 85: 490–7.
- Waleckx, E., S. Gourbière, y E. Dumonteil. 2015. Intrusive versus domiciliated triatomines and the challenge of adapting vector control practices against Chagas disease. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 110: 324–38.
- Walsh, J. F., D. H. Molyneux, y M. H. Birley. 1993. Deforestation: effects on vector-borne disease. *Parasitology.* 106: S55–S75.
- Walter, A., I. P. do Rego, A. J. Ferreira, y C. Rogier. 2005. Risk factors for reinvasion of human dwellings by sylvatic triatomines in northern Bahia State, Brazil. *Cad. Saude Publica.* 21: 974–978.
- WHO 2002. Control of Chagas disease : second report of the WHO expert

- committee. WHO Tech. Rep. Ser. Brasilia.
- WHO 2015. Chagas disease in Latin America: an epidemiological update based on 2010 estimates. Wkly. Epidemiol. Rec. 90: 33–44.
- WHO 2017. Integrating neglected tropical diseases into global health and development. 4th WHO report on neglected tropical diseases. Geneva.
- Wiegand T., y K. A. Moloney. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209–229.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65: 590–597.
- Wiens, J. A. 1995. Landscape mosaics and ecological theory, pp. 1–26. *En Mosaic landscapes and ecological process*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Wisniveski-Colli, C., R. E. Gürtler, N. D. Solarz, N. J. Schweigmann, S. M. Pietrokovsky, A. Alberti, y J. Flo. 1993. Dispersive flight and house invasion by *Triatoma guasayana* and *Triatoma sordida* in Argentina. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 88: 27–32.
- Xiang, Y., S. Gubian, B. Suomela, y J. Hoeng. 2013. Generalized simulated annealing for global optimization: the GenSA Package. *R J.* 5: 13–28.
- Yan, J. 2002. geepack: Yet another package for generalized estimating equations. *R-News.* 2/3: 12–14.
- Yan, J., y J. P. Fine. 2004. Estimating equations for association structures. *Stat. Med.* 23: 859–880.
- Zak, M. R., M. Cabido, y J. G. Hodgson. 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biol. Conserv.* 120: 589–598.
- Zeger, S. L., K. Y. Liang, y P. S. Albert. 1988. Models for longitudinal data: a generalized estimating equation approach. *Biometrics.* 44: 1049–1060.
- Zeledón, R., V. M. Guardia, A. Zuniga, y J. C. Swartzwelder. 1970. Biology and ecology of *Triatoma dimidiata* (Latreille 1811): II. Life span of adults and fecundity and fertility of females. *Jour. Med. Ent.* 7:462–469.
- Zingales, B., S. G. Andrade, D. A. Campbell, E. Chiari, O. Fernandes, F. Guhl, E. Lages-Silva, A. M. Macedo, C. R. Machado, M. A. Miles, A. J. Romanha, N. R. Sturm, M. Tibayrenc, y A. G. Schijman. 2009. A new consensus for *Trypanosoma cruzi* intraspecific nomenclature: second revision meeting recommends TcI to TcVI. *Mem Inst Oswaldo Cruz, Rio Janeiro.* 104: 1051–1054.
- Zorn, C. J. W. 2001. Generalized estimating equation models for correlated data: A review with applications. *Am. J. Pol. Sci.* 45: 470–490.
- zu Dohna, H., M. C. Cecere, R. E. Gürtler, U. Kitron, y J. E. Cohen. 2007. Re-establishment of local populations of vectors of Chagas disease after insecticide spraying. *J. Appl. Ecol.* 44: 220–227.



## Anexo I

En esta sección se informan los resultados de los modelos ajustados de regresión logística condicional para la discordancia en la infestación por pares de especies de triatomos a nivel de sitio. Se consideraron los pares de especies *T. infestans* – *T. garciabesi*, *T. infestans* – *T. guasayana* y *T. garciabesi* – *T. guasayana* para el área de estudio Amamá; y *T. infestans* – *T. sordida* para el área Pampa del Indio. Los modelos incluyeron los efectos fijos *tipo de ecotopo* con niveles: principal, secundario y baja importancia, según la categorización utilizada para *T. garciabesi* en Amamá y para *T. sordida* en Pampa del Indio, y *tiempo* que describe las evaluaciones entomológicas secuenciales. Los valores informados en el texto corresponden a los modelos donde el tiempo se consideró una variable categórica, para permitir que cada evaluación pudiera describir la relación entre especies independientemente de las demás evaluaciones. Considerar al tiempo una variable continua sólo sería válido si existiese una tendencia unívoca en la infestación en el tiempo. En Pampa del Indio se verifica esa tendencia a partir de los resultados del modelo con el tiempo categórico, mientras que en Amamá no. Debido a eso sólo se consideraron modelos para *T. infestans* – *T. sordida* con el tiempo como variable continua. En todos los casos se indica en negro la fila correspondiente a la ordenada al origen “exposed\_especie”, que contiene los niveles: baja importancia para el ecotopo, y la primera evaluación para el tiempo. En las filas las interacciones con la exposición del ecotopo “exposed X eco” con nivel 2: principales y 3: secundarios; y con el tiempo “exposed X tim” con tantos niveles como evaluaciones en cada área. En color rojo se indican las categorías que generan un aumento significativo del OR de referencia, en verde las que generan una disminución significativa, y las azules las que son indistinguibles del OR de referencia.

### Amamá (7960 casos)

*T. infestans* / *T. garciabesi*

case	Robust OR	Std. Err.	z	P> z	[95% Conf. Interval]	
_lexposedti_1	16.17103	15.54288	2.90	0.004	2.458107	106.3836
_lexpXeco_1_2	.0081083	.0042079	-9.28	0.000	.0029321	.0224219
_lexpXeco_1_3	.3266489	.1443845	-2.53	0.011	.1373521	.7768319
_lexpXtim_1_2	.0303141	.0427434	-2.48	0.013	.0019118	.4806763
_lexpXtim_1_3	.0125152	.0174792	-3.14	0.002	.0008102	.1933112
_lexpXtim_1_4	.1451303	.1511648	-1.85	0.064	.0188436	1.117771
_lexpXtim_1_5	.0502168	.0555637	-2.70	0.007	.0057413	.439222
_lexpXtim_1_6	.0519795	.0559034	-2.75	0.006	.006315	.4278492
_lexpXtim_1_7	.1806296	.1772663	-1.74	0.081	.0263898	1.23635
_lexpXtim_1_8	.1958441	.1942853	-1.64	0.100	.0280211	1.36879
_lexpXtim_1_9	1.174628	1.065549	0.18	0.859	.1984926	6.951152
_lexpXtim_1_10	.3445081	.4086251	-0.90	0.369	.0336961	3.522246
_lexpXtim_1_11	.3168062	.3134827	-1.16	0.245	.0455535	2.20326
_lexpXtim_1_12	4.619736	5.853832	1.21	0.227	.3855045	55.36113

_lexpXtim_1_13	2.309915	2.144003	0.90	0.367	.37457	14.24489
_lexpXtim_1_14	1.655726	1.600176	0.52	0.602	.2490834	11.00606

*T. infestans* / *T. guasayana*

case	Robust OR	Std. Err.	z	P> z	[95% Conf. Interval]	
_lexposedti_1	.969647	.8396085	-0.04	0.972	.1776503	5.292505
_lexpXeco_1_2	.6142701	.3488044	-0.86	0.391	.2018445	1.869398
_lexpXeco_1_3	.4093821	.1795231	-2.04	0.042	.1733238	.9669401
_lexpXtim_1_2	.8303613	1.057674	-0.15	0.884	.0683987	10.08059
_lexpXtim_1_3	.8303613	1.057674	-0.15	0.884	.0683987	10.08059
_lexpXtim_1_4	9.05e-08	8.56e-08	-17.15	0.000	1.42e-08	5.77e-07
_lexpXtim_1_5	2.755042	3.353106	0.83	0.405	.2535994	29.93011
_lexpXtim_1_6	.7256606	.7232203	-0.32	0.748	.1028951	5.117673
_lexpXtim_1_7	1.69e+07	1.58e+07	17.85	0.000	2718508	1.05e+08
_lexpXtim_1_8	2.903043	3.164691	0.98	0.328	.3427159	24.59081
_lexpXtim_1_9	8.504072	8.093481	2.25	0.025	1.316809	54.92006
_lexpXtim_1_10	7.175527	8.50255	1.66	0.096	.7034501	73.19381
_lexpXtim_1_11	12.2651	14.2308	2.16	0.031	1.261972	119.2045
_lexpXtim_1_12	1.65e+07	1.51e+07	18.18	0.000	2748401	9.89e+07
_lexpXtim_1_13	17.39712	17.54385	2.83	0.005	2.410443	125.5619
_lexpXtim_1_14	18.47822	20.33378	2.65	0.008	2.137874	159.7123

*T. garciabesi* / *T. guasayana*

case	Robust OR	Std. Err.	z	P> z	[95% Conf. Interval]	
_lexposedtg_1	3.85e-18	1.58e-18	-97.63	0.000	1.72e-18	8.60e-18
_lexpXeco_1_2	2.424735	.6102387	3.52	0.000	1.480609	3.970892
_lexpXeco_1_3	.6338075	.2009929	-1.44	0.150	.3404275	1.180022
_lexpXtim_1_2	.9728615	.3890239	-0.07	0.945	.4442997	2.130228
_lexpXtim_1_3	.9759437	.3838038	-0.06	0.951	.4515207	2.109463
_lexpXtim_1_4	1.004607	.4242643	0.01	0.991	.4390537	2.298659
_lexpXtim_1_5	.9690366	.3750488	-0.08	0.935	.4538344	2.069107
_lexpXtim_1_6	2.642816	1.017559	2.52	0.012	1.242597	5.62087
_lexpXtim_1_7	.9593993	.3605078	-0.11	0.912	.4593549	2.003782
_lexpXtim_1_8	2.944906	1.237325	2.57	0.010	1.292506	6.709811
_lexpXtim_1_9	.98406	.375358	-0.04	0.966	.4659516	2.078272
_lexpXtim_1_10	.9148241	.4183474	-0.19	0.846	.3733229	2.241767
_lexpXtim_1_11	3.294444	1.365292	2.88	0.004	1.462262	7.422311
_lexpXtim_1_12	.1633873	.1017625	-2.91	0.004	.0482019	.5538245
_lexpXtim_1_13	.9857226	.3987337	-0.04	0.972	.4461039	2.178078
_lexpXtim_1_14	.968258	.4022257	-0.08	0.938	.4289355	2.185698

# Pampa del Indio – tiempo como variable categórica

*T. infestans* / *T. sordida* (2007) (4340 casos)

case	Robust OR	Std. Err.	z	P> z	[95% Conf. Interval]	
_lexposedti_1	20.2857	7.85579	7.77	0.000	9.496332	43.33355
_lexpXeco_1_2	.0363232	.0190164	-6.33	0.000	.0130183	.1013481
_lexpXeco_1_3	.0184859	.0101726	-7.25	0.000	.0062869	.0543559

*T. infestans* / *T. sordida* (2008 – 2010) (36062)

case	Robust OR	Std. Err.	z	P> z	[95% Conf. Interval]	
_lexposedti_1	.4986445	.2846189	-1.22	0.223	.1629062	1.526315
_lexpXeco_1_2	.0606778	.0185658	-9.16	0.000	.0333108	.1105285
_lexpXeco_1_3	.0083546	.0068226	-5.86	0.000	.0016858	.0414038
_lexpXtim_1_3	13.43259	8.391061	4.16	0.000	3.948497	45.697
_lexpXtim_1_4	16.43137	10.96597	4.19	0.000	4.442208	60.77831
_lexpXtim_1_5	9.634838	6.541352	3.34	0.001	2.546482	36.45425
_lexpXtim_1_6	4.95769	3.126511	2.54	0.011	1.440385	17.06397
_lexpXtim_1_7	.6960622	.5255005	-0.48	0.631	.1584978	3.056841
_lexpXtim_1_8	1.46027	.9863262	0.56	0.575	.3885944	5.487438

*T. infestans* / *T. sordida* (2007–2010) (40402)

case	OR	Std. Err.	z	P> z	[95% Conf. Interval]	
_lexposedti_1	18.31887	4.992462	10.67	0.000	10.73791	31.25198
_lexpXeco_1_2	.0538	.0142995	-11.00	0.000	.0319551	.0905782
_lexpXeco_1_3	.015595	.0061853	-10.49	0.000	.0071677	.0339305
_lexpXtim_1_3	.3776712	.1397376	-2.63	0.008	.1828819	.7799322
_lexpXtim_1_4	.4543069	.1847906	-1.94	0.052	.2047013	1.008273
_lexpXtim_1_5	.2690172	.1181328	-2.99	0.003	.1137612	.6361594
_lexpXtim_1_6	.1402059	.0554489	-4.97	0.000	.064585	.3043695
_lexpXtim_1_7	.0192758	.010976	-6.93	0.000	.0063142	.0588439
_lexpXtim_1_8	.0416211	.0189779	-6.97	0.000	.0170292	.1017264
_lexpXtim_1_9	.0284454	.017191	-5.89	0.000	.0087014	.0929898

# Pampa del Indio – tiempo como variable continua

*T. infestans* / *T. sordida* (2007) (4340 casos)

case	Robust OR	Std. Err.	z	P> z	[95% Conf. Interval]	
_lexposedti_1	20.2857	7.85579	7.77	0.000	9.496332	43.33355
_lexpXeco_1_2	.0363232	.0190164	-6.33	0.000	.0130183	.1013481
_lexpXeco_1_3	.0184859	.0101726	-7.25	0.000	.0062869	.0543559

*T. infestans* / *T. sordida* (2008–2010) (36062 casos)

case	Robust OR	Std. Err.	z	P> z	[95% Conf. Interval]	
_lexposedti_1	41.48297	20.19876	7.65	0.000	15.9737	107.7294
_lexpXeco_1_2	.0686238	.0195997	-9.38	0.000	.0392068	.1201123
_lexpXeco_1_3	.0098404	.0075662	-6.01	0.000	.0021804	.0444111
_lexpXtime_1	.5917031	.0448614	-6.92	0.000	.5099974	.6864987

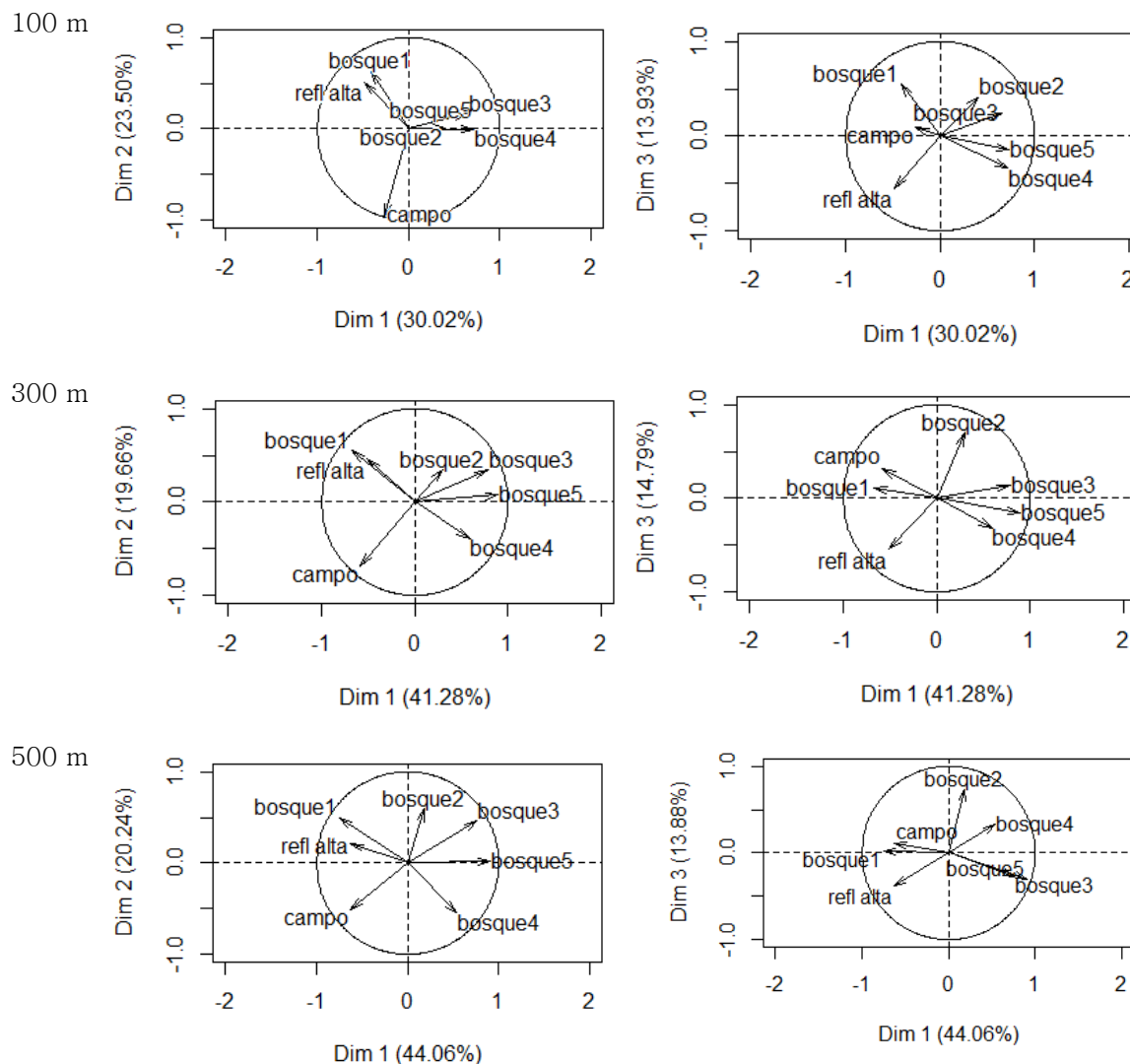
*T. infestans* / *T. sordida* (2007–2010) (40402 casos)

case	Robust OR	Std. Err.	z	P> z	[95% Conf. Interval]	
_lexposedti_1	30.52241	8.536064	12.22	0.000	17.64278	52.80444
_lexpXeco_1_2	.0609531	.0152907	-11.15	0.000	.0372789	.0996618
_lexpXeco_1_3	.0165631	.0064119	-10.59	0.000	.0077559	.0353717
_lexpXtime_1	.625608	.0292537	-10.03	0.000	.5708208	.6856537

## Anexo II

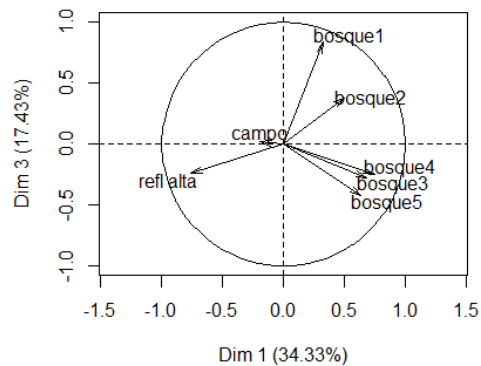
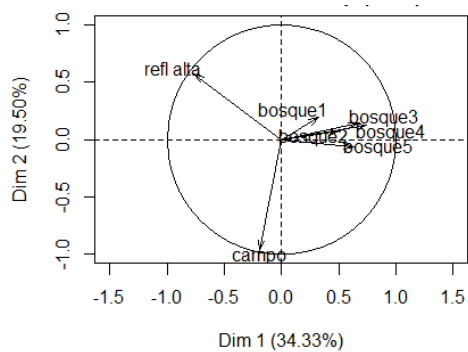
En esta sección se incluyen los gráficos biplot obtenidos para el análisis de componentes principales sobre la composición del entorno ambiental en las viviendas del área de estudio. A etapa pre-intervención (2007) sobre imagen clasificada Landsat 5 Tm de 2006, B etapa vigilancia entomológica (2008–2014) sobre imagen clasificada Landsat 8 OLI de 2015.

### A

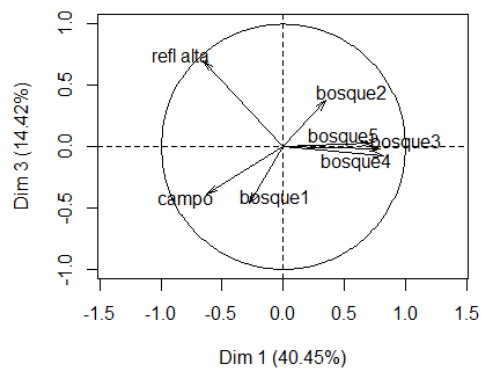
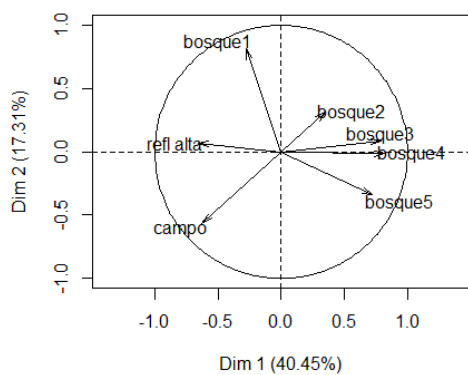


B

100 m



300 m



500 m

